MIKROPHOTOGRAPHIE

des aufrechten Netzhautbildes im Augenhintergrunde des Leuchtkäferchens (Lampyris spldl.). Vergrösserung 120. Aufgenommen mit Objectiv C von Zeiss.

Als Object diente ein Bogenfenster, durch welches eine Kirche gesehen wird. Auf eine Fensterscheibe war ein aus schwarzem Papier geschnittenes »K« geklebt. (Es erscheint wegen der Vervielfältigung durch Lichtdruck in Spiegelschrift.) Die Entfernung des Fensters vom Auge betrug 225 Ctm.; die der Kirche vom Fenster 135 Schritte.

(Die Aufnahme geschah durch die k. k. Lehr- und Versuchsstation für Photographie und Reproductionsverfahren in Wien.)

DIE PHYSIOLOGIE

DER

FACETTIRTEN AUGEN

VON

KREBSEN UND INSECTEN.

0 0301 0016749 0

EINE STUDIE

VON

SIGM. EXNER

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT IN WIEN.

Mit 7 lithographirten Tafeln, einem Lichtdruck und 23 Holzschnitten im Text.

LEIPZIG UND WIEN.

FRANZ DEUTICKE.

1891.

Alle Rechte vorbehalten.

K. u. k. Hofbuchdruckerei Carl Fromme in Wien.

HERRN

GEHEIMEN RATH

HERMANN VON HELMHOLTZ

ZU SEINEM 70. GEBURTSTAG

DEM 31. AUGUST 1891

IN ALTER VEREHRUNG

GEWIDMET

VOM

VERFASSER.

Vorwort.

Die vorliegende Studie ist das Resultat mehrjähriger Arbeiten, welche mich stärker, als man es von einem Physiologen erwarten mag, fesselten. Das Facettenauge liegt abseits von den viel begangenen Wegen unserer Wissenschaft. Einerseits aber hat es einen unzweifelhaften wissenschaftlichen Reiz, nachzuforschen, wie und warum die Natur zwei so grundverschiedene Mittel benützt, um anscheinend zu demselben Ziele zu gelangen, ein Lebewesen mit Augen auszustatten; andererseits zeigte sich mir, einmal dem Gegenstande näher getreten, eine solche Fülle von Formen und Erscheinungen, dass dieselben von Frage zu Frage drängend, Antwort auf Antwort verlangten, und in ihrer Mannigfaltigkeit, indem sie anatomisches, biologisches, physikalisches und physiologisches Denken erforderten, das Interesse immer wieder wachriefen. Das Auge der Wirbellosen ist ein Proteus im Vergleiche zum Auge der Wirbelthiere, ja letzteres könnte Jeden langweilen, der den Reichthum des ersteren kennen gelernt hat.

So kam es, dass ich mich mit einer gewissen Gewaltsamkeit von meinem Studienobjecte losreissen musste, vor einer Menge Fragen gleichsam die Augen verschliessend; wie lockend wäre es gewesen, die Augen der Myriapoden und die der Arachnoideen in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, oder die sonderbaren Augenformen der Krebse aus der Tiefseefauna zu studiren. Aus diesem Grunde ist in den nachstehenden Zeilen auch Manches nur angedeutet oder musste in der Schwebe gelassen werden; so sind die Experimente über den Mechanismus der Pigmentverschiebung nicht über das Stadium von Vorversuchen gediehen.

Oftmals war ich genöthigt, collegiale Hilfe in Anspruch zu nehmen, um mich in den mir fremden Gebieten zu orientiren; es haben mich die Herren vom k. und k. Naturhistorischen Hofmuseum zu Wien auf das

freundlichste unterstützt, besonders die Herren Custoden Prof. F. Brauer, Ganglbauer, Kölbl und Rogenhofer, sowie Director A. Brezina; der liebenswürdigen Vermittelung der Herren Hofrath Prof. Claus und Prof. Grobben verdanke ich die Zusendung lebender Seethiere aus Triest, und Prof. Ed. Suess die Ueberlassung von petrificirten Krebsen. Ganz besonders aber fühle ich mich der Leitung der zoologischen Station zu Neapel verpflichtet, welche mich während meines Aufenthaltes daselbst, abgesehen von der wissenschaftlichen Unterstützung, nicht nur auf das reichlichste mit Material, sondern auch mit den zu physiologischen Versuchen nöthigen Apparaten und Einrichtungen versorgte. Der Reichthum von Formen, den ich da zu sehen bekam, gäbe wohl Arbeitsstoff für manches Jahrzehnt. Herrn Prof. Dohrn, sowie den übrigen Herren des Institutes meinen wärmsten Dank!

Nicht unterlassen kann ich es, der Verlagsbuchhandlung des Herrn Franz Deuticke öffentlich meinen Dank dafür auszusprechen, dass sie es nicht gescheut hat, dem Werkchen, das auf einen grossen Leserkreis kaum rechnen darf, eine in jeder Beziehung tadellose Ausstattung zu geben und mir jeden meiner Wünsche, den ich betreffs Holzschnitten, Lithographien oder Lichtdrucken geäussert habe, in der zuvorkommendsten Weise sofort zu erfüllen.

Wien, den 22. März 1891.

Der Verfasser.

Inhalt.

Seite

I. Capitel. Physikalische Vorbemerkungen 1
II. Capitel. Dioptrik des zusammengesetzten Auges 11
Historische Vorbemerkungen 11
A. Das Appositionsbild von Limulus 18
Wirkung der Schiefstellung der Kegel 24
Wirkung des Kegelmantels 27
Das Zusammenwirken der Kegel und die Netzhaut 29
Das Auge von Limulus im Vergleich mit jenen der Trilobitenkrebse 33
B. Das Superpositionsbild von Lampyris 35
1. Beobachtungen am frischen Lampyrisauge 35
2. Veranschaulichung der Dioptrik des Lampyrisauges 39
3. Experimentelle Prüfung des Strahlenganges im Lampyrisauge 47
4. Dioptrische Berechnung des Lampyrisauges 52
C. Katoptrische Wirkung der Kegel 59
III. Capitel. Das Irispigment und seine Wirkung 63
A. Insecten 67
B. Krebse 71
IV. Capitel. Das Netzhautbild verschiedener Insecten und Krebse . 75
A. Superpositionsbilder 76
1. Käfer 76
2. Schmetterlinge 81
3. Krebse 81
B. Appositionsbilder 86
1. Insecten 87
2. Krebse 90
C. Augen mit doppelter Functionsweise 91
V. Capitel. Die Netzhaut; ihr Pigment und ihr Tapetum 95
1. Das Tapetum 97
2. Das Retinapigment 102
3. Die photo-mechanische Wirkung am Retinapigment 104
VI. Capitel. Augen mit ungleichmässigem Bau 112
VII. Capitel. Kurze Beschreibung einzelner Augen von Insecten und Krebsen 116
A. Insecten 116
1. Tagschmetterlinge 116
2. Nacht- und Dämmerungsfalter 117

60030

Seite

3. Käfer 118
4. Diverse Insecten 120
B. Krebse 122
1. Langschwänze 122
2. Halbschwänze 125
3. Kurzschwänze 125
4. Diverse Crustaceen 127
VIII. Capitel. Die Augen von Squilla, Phronima und Copilia 128
a) Squilla mantis 128
b) Phronima 130
c) Copilia 135
IX. Capitel. Accessorische optische Erscheinungen am zusammengesetzten Auge 141
1. Das Augenleuchten 141
Die gegenseitige Lage des Corneareflexes und der Pseudopupille 156
Einige weitere Beobachtungen über die Pigmentverschiebungen 160
2. Das Phänomen der Pseudopupillen 162
Erklärung des Phänomens der Pseudopupillen 166
X. Capitel. Das Sehen mit den Facettenaugen 179
a) Schärfe des Netzhautbildes 179
b) Verzerrungen am Netzhautbild 180
c) Das Sehen von Bewegungen 182
d) Accommodation 188
e) Das Sehen in der Tiefendimension 189
XI. Capitel. Einige Bemerkungen über die Phylogenese des facettirten Auges vom functionellen Standpunkt betrachtet 192
Alphabetisches Register 195
Erklärung der Tafeln 199

I. CAPITEL.

Physikalische Vorbemerkungen.

Gelegentlich meiner ersten Untersuchungen über Insectenaugen [1] im Jahre 1875 versuchte ich, den Brechungsexponenten der Hornhaut des Hydrophilus zu bestimmen. Diese besteht, den einzelnen Facetten entsprechend, aus zahlreichen drei- bis viermal so langen als breiten Cylindern, deren vordere im Leben an Luft oder Wasser grenzende Fläche eine schwache kugelige Krümmung, deren hintere, dem Inneren des Auges zugewendete Fläche aber einen sehr kleinen Krümmungshalbmesser hat (ähnlich wie Fig. 23, Taf. III). Man bestimmt nach allgemeinen Regeln in einem solchen Falle das Brechungsvermögen, indem man die Krümmungshalbmesser der beiden kugeligen Flächen, ihre Entfernung voneinander und die Entfernung des Bildes von einer der beiden Flächen misst. Den hieraus berechneten Brechungsindex fand ich ganz ausserordentlich gross, nämlich 1·8.

Später erkannte ich mit Hilfe des Mikrorefractometers, [2] dass jene Corneacylinder nicht, wie bei jener Rechnung selbstverständlich vorausgesetzt war, aus einer homogenen Masse bestehen, dass sie vielmehr aus cylindrischen Schichten aufgebaut sind, deren Brechungsindex von der Axe nach der Mantelfläche allmählich abnimmt, ferner dass ein Stück eines solchen Cylinders nur den Brechungsindex 1·55 (ähnlich dem des gewöhnlichen Glases) hat, und dass der Corneacylinder, auch nachdem ich die beiden gekrümmten Endflächen weggeschnitten hatte, noch verkehrte Bildchen äusserer Objecte entwirft.

Der früher gefundene falsche Werth für den Brechungsindex entstammt also dem Umstande, dass ich die gemessene Bildweite der die Strahlen sammelnden Kraft der gekrümmten Endflächen allein zugeschrieben und die bis dahin unbekannte sammelnde Kraft eines geschichteten Cylinders nicht mit in Rechnung gebracht hatte.

[1] Das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. LXXII, Abth. 3.

[2] Sigm. Exner. Ein Mikrorefractometer. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV.

In dieser Weise geschichtete Cylinder, deren Brechungsindex also von der Axe gegen die Mantelfläche continuirlich abnimmt, fungiren nun in gewisser Beziehung ähnlich wie Linsen, ich nenne sie deshalb Linsencylinder; in mancher Beziehung weicht ihre Function aber von der der Linsen beträchtlich ab. Sie spielen im Facettenauge, wie sich später zeigen wird, eine grosse Rolle, und es wären gewisse seiner optischen Effecte durch Linsen nicht zu erzielen. Es scheint mir deshalb nicht überflüssig, hier eine kurze Darstellung der optischen Wirkung von Linsencylindern zu geben, obwohl der grösste Theil derselben in einer schon mehrere Jahre alten Abhandlung enthalten ist,[1] auf welche ich betreffs der genaueren Berechnungen und Ableitungen verweise. Es soll hier nur so viel von der Dioptrik geschichteter Körper besprochen werden, als zum Verständniss der Vorgänge im Facettenauge nöthig ist, und auch dieses soll nicht bewiesen, sondern nur anschaulich gemacht werden. Betreffs der Berechnungen dieser dioptrischen Vorgänge verweise ich ferner auf den von meinem Bruder Prof. Karl Exner herrührenden Abschnitt C meiner eben genannten

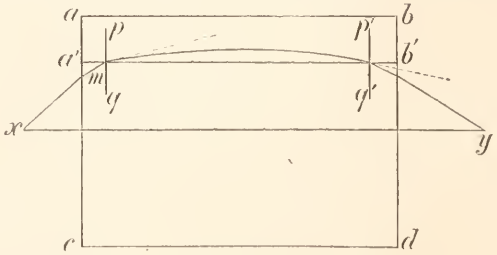


Fig. 1.

Abhandlung, sowie auf dessen Aufsatz in den Ann. f. Physik und Chemie XXVII, 1886, und auf eine einschlägige Untersuchung von Matthiessen im Repert. d. Physik XXII.

Es sei (Holzschnitt Fig. 1) $a\,b\,c\,d$ ein Cylinder, dessen Brechungsindex in der Axe $x\,y$ ein Maximum hat und nach dem Mantel stetig abnimmt. Die beiden Grundflächen $a\,c$ und $b\,d$ seien ebene, auf der Axe senkrecht stehende Flächen, $x\,m$ ein Lichtstrahl; sobald dieser in den Cylinder eingedrungen ist, passirt er Trennungsflächen zwischen Schichten von abnehmendem Brechungsindex n. An jeder solchen Trennungsfläche, z. B. $a'\,b'$ wird er also zum Einfallsloth $(p\,q)$ gebrochen, so dass seine Richtung einen stetig abnehmenden Winkel mit der Axe einschliesst, endlich wird der Winkel Null, dann negativ. Da der Strahl jetzt aus optisch dünneren in dichtere Schichten dringt, wird er vom Einfallsloth $(p'\,q')$ gebrochen und schneidet so wieder die Axe in y. Der Symmetrie wegen werden alle von x unter demselben Winkel ausgehenden Strahlen sich in y treffen.

[1] Sigm. Exner. Ueber Cylinder, welche optische Bilder entwerfen. Pflüger's Arch. XXXVIII, S. 274, und Nachtrag zu derselben. Ebenda XXXIX. S. 244.

Auf den ersten Blick mag es scheinen, dass der Strahl, nachdem er ›r Axe parallel geworden ist, nun in dieser Richtung weiter verlaufen üsse, dass also alle Strahlen parallel der Axe austreten würden. Eine enauere Ueberlegung ergibt, dass dies unrichtig ist. Man braucht sich ur das einfallende Strahlenbündel in seine Elementarwellen zerlegt zu enken, so leuchtet ein, dass die der Axe näher gelegenen geringere Fortflanzungsgeschwindigkeit haben müssen. Wir befinden uns hier eben an er Grenze der geometrischen Optik.

Ob auch Strahlen, welche unter einem anderen Winkel, von x ausehend, den Cylinder treffen, in y vereinigt werden, muss die Rechnung ehren. Eine solche wurde zuerst von meinem Bruder Prof. Karl Exner uf meine Veranlassung durchgeführt und ist am angebenen Orte mitgeheilt. Sie sagt aus, dass, wenn man, wie das bei den gewöhnlichen Linsenberechnungen auch der Fall ist, nur die Centralstrahlen berücksichtigt, sich in ter That alle diese Strahlen in y treffen; sollen aber auch die Randstrahlen n y vereinigt werden, dann muss n jeder Schichte eine ganz bestimmte

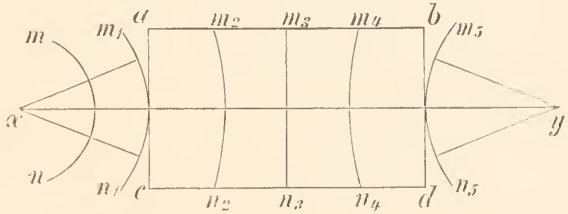


Fig. 2.

Function der Entfernung derselben von der Axe sein. Diese Function hat die Form einer Parabel.

Man kann sich den Vorgang auch so vorstellen: Es sei wieder (Fig. 2) $a\,b\,c\,d$ der Cylinder, in x ein leuchtender Punkt, $m\,n$ die Oberfläche einer von ihm ausgehenden Kugelwelle. Ist dieselbe nach $m_1 n_1$ gelangt, so beginnt sie eine Deformation zu erleiden, indem sie der Axe entlang die geringste Fortpflanzungsgeschwindigkeit hat. Sie geht näherungsweise über in $m_2\,n_2$. $m_3\,n_3$ ... und tritt als concave Fläche $m_5\,n_5$ wieder in die Luft ein, d. h. die Strahlen treten convergent aus dem Cylinder. Man ersieht aus der Zeichnung auch ohneweiters, dass, wenn man den Cylinder in $m_3 n_3$ durchschnitten und den zweiten Theil desselben entfernt hätte, die austretende Wellenoberfläche eben sein und senkrecht auf der Axe stehen, d. h. dass dann x den ersten Brennpunkt des Cylinders bilden würde. In analoger Weise ergibt sich die Construction des zweiten Brennpunktes. Fällt nämlich eine ebene, d. h. eine von einem unendlich entfernten Punkt ausgehende Wellenoberfläche auf den Cylinder $m_3 n_3\,b\,d$, so kann die Welle, zur Kugelwelle deformirt, als $m_5 n_5$ austreten, d. h. es ist y der zweite Brennpunkt dieses Cylinders.

Die vorgeführte Betrachtungsweise liefert auch den einfachsten Beweis dafür, dass durch den Cylinder $a\,b\,c\,d$ ein Bild von x entworfen werden

muss, falls nur die Centralstrahlen in Betracht gezogen werden (wie bei sphärischen Linsen), es möge übrigens das Gesetz, nach welchem n von der Axe nach aussen abnimmt, welches immer sein. Von der Form dieser Abnahme hängt nämlich die Gestalt der Curve $m_5 n_5$ ab. Jedenfalls aber wird das an der Axe liegende kleinste Flächentheilchen wegen der allseitigen Symmetrie des Cylinders um die Axe die Gestalt einer Rotationsfläche haben, also mit Rücksicht auf seine Kleinheit nach bekannten geometrischen Gesetzen einen Antheil einer Kugelfläche darstellen. Das Centrum y dieser Kugelfläche ist dann das Bild von x.

Die Rechnung zeigt, dass die Brennweite p eines Cylinders

$$p = \frac{c}{l}$$

ist, worin c eine Constante und l die Länge des Cylinders innerhalb

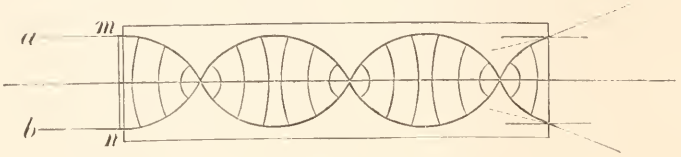


Fig. 3.

gewisser Grenzen bedeutet. Da die Brennweite also umgekehrt proportional der Länge ist, so könnte man von einem vorliegenden Cylinder die Dioptrien nach dem Massstabe herunterschneiden.

Ich sagte, die genannte Formel für die Brennweite gelte nur innerhalb gewisser Grenzen. In der That sind auch hier die Berechnungen nur für den Fall leicht durchzuführen, dass die Länge des Cylinders bei gegebenen Dichtigkeitsunterschieden hinreichend klein ist. Abgesehen

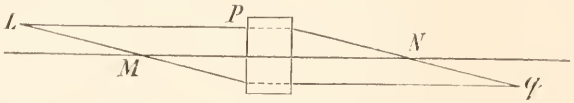


Fig. 4.

von diesem berechneten Fall ergibt die Anschauung, dass die Brennweite eine periodische Function der Länge des Cylinders ist. Der Verlauf eines z. B. parallel auffallenden Strahlenbündels muss nämlich näherungsweise der in Fig. 3 wiedergegebene sein. wo $m\,n$ die einfallende ebene Wellenoberfläche und $a\,b$ zwei Strahlen derselben darstellen. Die Deformation von $m\,n$ ist angedeutet. In einem derartigen Cylinder liegt also eine Succession von Brennpunkten, und er wirkt bei Wachsthum seiner Länge abwechselnd als Sammel- und als Zerstreuungslinse.

Hat man es mit einem verhältnissmässig kurzen oder schwachen Linsencylinder zu thun, und ist der abzubildende Gegenstand nicht punktförmig, so geschieht die Construction der Bilder wie bei den Linsen. Da die von einem Punkte der Axe kommenden Strahlen sich wieder in einem Punkte vereinigen, werden auch die von einem der Axe benachbarten

Punkte kommenden Strahlen sich nahezu vereinigen. Um diesen Vereinigungspunkt zu finden, bedarf es nur zweier Strahlen, des Focalstrahles und des Parallelstrahles. Sind M und N (Fig. 4) die beiden Brennpunkte, L ein Punkt nahe der Axe, so wird der Strahl $L\,P$ nach N gebrochen und der Strahl $L\,M$ nach Q, folglich liegt das Bild von L in Q.

Mit Bezug auf das Insectenauge interessiren uns hauptsächlich zwei Längen eines Linsencylinders, erstens jene, bei welcher sein Brennpunkt näherungsweise in der hinteren Fläche liegt, zweitens jene Länge, bei welcher der Brennpunkt in der Mitte des Cylinders gelegen ist.

A. Der Brennpunkt liegt in der hinteren Basis des Cylinders. Strahlen also, welche vor der Brechung parallel der Cylinderaxe verlaufen sind, schneiden sich in dem Durchschnittspunkte der Axe mit der hinteren Begrenzungsfläche. Es sei Fig. 5 $a\,b\,c\,d$ wieder ein Linsencylinder, $x\,y$ seine Axe; ein Strahlenbündel $m\,n$, das in Richtung der Axe einfällt, wird im Brennpunkte y vereinigt. Das Bild eines anderen Punktes, dessen Strahlenbündel durch p und q angedeutet wird, liegt in z. Es entsteht also in der hinteren Basis des Cylinders ein verkehrtes Bild der äusseren Objecte. Dieses Bild unterscheidet sich aber in einigen Punkten nicht unwesentlich von dem Bilde, das eine Linse entwerfen würde. Es sei z. B. in Fig. 6 $y\,z$ ein ebenso grosses verkehrtes Bildchen, welches eine kugelförmige Sammellinse von demselben Objecte entwerfen mag. Man sieht, dass die durch o gehenden Hauptstrahlen nach der Brechung noch denselben Winkel miteinander einschliessen, wie vor der Brechung; mit anderen Worten, der Lichtkegel, welcher von den Strahlen eines Punktes gebildet wird, hat eine andere Axenrichtung als der Lichtkegel der von den Strahlen eines anderen Punktes gebildet wird.

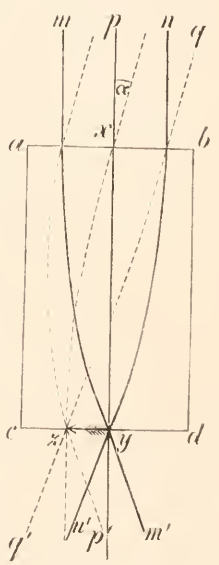


Fig. 5.

Anders ist es beim Linsencylinder Fig. 5; da sind die Axen der Lichtkegel parallel gerichtet. Es leuchtet ein, dass, wenn es sich darum handelt, Licht, welches aus einer bestimmten Richtung, z. B. $x\,y$ (Fig. 5), und deren nächsten Umgebung, z. B. bis zum Winkel a kommt, nutzbringend zu verwerthen (einem Nervenende zuzuführen), der Linsencylinder also den Vorzug vor der Linse verdiente.

Nennen wir beim Linsencylinder jenen Strahl, welcher, von einem Punkte des Gegenstandes ausgehend, den Mittelpunkt der vorderen Begrenzung desselben trifft, einen Hauptstrahl (während bekanntlich bei der Linse die durch den Mittelpunkt derselben gehenden Strahlen diesen Namen führen), so lässt sich der uns hier interessirende Unterschied zwischen den beiden optischen Vorrichtungen so ausdrücken: bei der Linse divergiren die Hauptstrahlen verschiedener Objectpunkte nach der Brechung; bei dem Linsencylinder von der Länge seiner

eigenen Brennweite verlaufen nach der Brechung alle Hauptstrahlen parallel der Axe.

Man ersieht aus der Fig. 5 unmittelbar, dass die Grösse der in cd abzubildenden Fläche des Objectes eine durch die Dicke des Cylinders (cd) und seine Höhe (ac) eng begrenzte ist (während bei der Kugellinse [Fig. 6] die Grösse des abzubildenden Objectes unbegrenzt ist) und dass für die optische Wirkung der untere äussere Antheil des ganzen Cylinders nicht in Betracht kommt. Es könnte dieser also fehlen, d. h. ein abgestutzter Kegel (die Grundform der dioptrischen Bestandtheile der Facettenaugen) würde dieselbe Wirkung haben.

Ein nach dem Principe des Linsencylinders gebauter abgestutzter Kegel von der Länge seiner Brennweite vereinigt alles von einer engbegrenzten, um seine Axe gelagerten Fläche der Aussenwelt kommende Licht auf seiner hinteren Fläche derart, dass die sämmtlichen Hauptstrahlen nach dem Austritt aus dem Kegel parallel der Axe verlaufen.

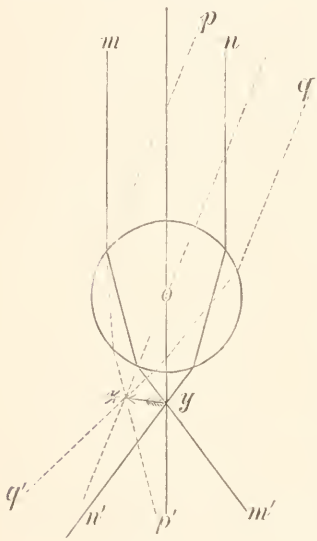


Fig. 6.

B. Der Linsencylinder ist doppelt so lang als seine Brennweite. In diesem Falle liegt das verkehrte Bild eines in grosser Entfernung befindlichen Gegenstandes natürlich in der Mitte des Linsencylinders. Es ist yz in Fig. 7. Würde der Linsencylinder $abcd$ in der Ebene yz quer durchschnitten, so würde der eben besprochene Fall vorliegen und alle Hauptstrahlen parallel zur Axe austreten. Nun beginnt aber gleichsam in der Ebene yz ein neuer Linsencylinder von derselben optischen Eigenschaft und reicht bis cd. In der oberen Fläche desselben liegt yz, welches Bild jetzt als Gegenstand für die untere Hälfte des Cylinders aufzufassen ist. Nach dem allgemeinen dioptrischen Gesetze, nach welchem der Verlauf der Strahlen zwischen zwei conjugirten Punkten derselbe ist, es mögen dieselben von dem ersten zum zweiten Punkte, oder vom zweiten zum ersten fortschreiten, muss der Strahlengang in der unteren Hälfte des Linsencylinders symmetrisch zu dem Strahlengang in der oberen Hälfte sein. Es werden also Strahlen ($m\,n$), welche in den Cylinder parallel der Axe eingetreten sind, sich in einem Punkte (y) treffen, welcher sich für die untere Hälfte des Cylinders ganz ebenso verhält, wie für die obere Hälfte. Der Weg dieser Strahlen wird in letzterer derselbe sein, wie in ersterer, nur die Richtung ihres Fortschreitens ist nun vom Punkte y weggewendet. Sie müssen aber wieder parallel der Axe austreten, so wie sie parallel eingetreten sind ($m_1\,n_1$). Ein von einem anderen, dem ersten

benachbarten Punkte ausgehendes Strahlenbündel ($p\,q$), das, einen Winkel (α) mit der Axe bildend, den Cylinder trifft, muss auch unter demselben Winkel ($\beta = \alpha$) den Cylinder wieder verlassen ($p_1\,q_1$). Daraus folgt der oben schon angenommene Satz, dass der Hauptstrahl die Ebene yz senkrecht trifft.

Ein Linsencylinder von den in Rede stehenden optischen Eigenschaften bildet also ein astronomisches, nicht vergrösserndes Fernrohr, das auf Unendlich eingestellt ist. Man kann den Effect desselben in der Hauptsache durch die Combination zweier gleicher Convexlinsen nachahmen, welche um ihre doppelte Brennweite von einander entfernt sind. Auch in diesem Falle bildet der austretende Strahl mit der Axe denselben Winkel, den er vor seinem Eintritt in die Linsencombination mit derselben gebildet hatte; Axe, eintretender und austretender Strahl liegen in derselben Ebene und die genannten beiden Strahlen auf derselben Seite der Axe.

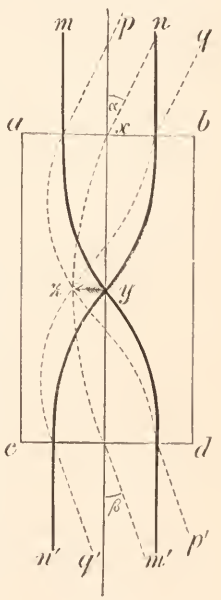


Fig. 7.

Die hier besprochenen Fälle der optischen Wirkung der Linsencylinder gehören zu den einfachsten, welche denkbar sind und finden sich so wohl nirgends in den Facettenaugen verwirklicht. Hier trifft man vielmehr in der Regel Effecte der Lichtbrechung, die durch die Combination von kugelig gekrümmten Flächen mit Linsencylindern erzielt sind. Jede sphärische Trennungsfläche zwischen zwei Medien von verschiedenem Brechungsvermögen entwirft von einem äusseren Object ein Bild; der Linsencylinder thut das auch; falls beide im Sinne einer Sammellinse wirken und die sphärische Fläche an Stelle der Basis am Linsencylinder selbst angebracht ist, so unterstützen sich die beiden Arten der Strahlenbrechung, ähnlich wie die Strahlen sammelnde Kraft einer Convexlinse durch die einer zweiten unterstützt wird. Dies ist natürlich auch der Fall, wenn der Linsencylinder beiderseits durch sphärische Flächen begrenzt ist, und ist ähnlich der Fall, wenn der dioptrische Apparat, wie das bei den meisten Arthropoden zutrifft, aus zwei Stücken, der Cornea und dem Krystallkegel, besteht, von denen wahrscheinlich jedes einen Linsencylinder bildet, dessen beide Basen durch kugelig gekrümmte Flächen ersetzt sind.

Noch in anderer Weise weichen die Verhältnisse im Facettenauge von den hier geschilderten einfachen physikalischen Vorgängen ab. In Fig. 7 ist vorausgesetzt, dass die über yz gelegene und die darunter gelegene Hälfte des Cylinders vollkommen gleichen optischen Bau haben. Dadurch entsteht die Wirkung eines nicht vergrössernden astronomischen Fernrohres. In der Natur aber scheint es Regel zu sein, dass die beiden Antheile von ungleichem optischen Bau sind, wie dieses bei einem vergrössernden Fernrohre der Fall ist. Es liegt dann das Bild yz nicht mehr in der geometrischen Mitte des Cylinders, sondern der einen Basis näher;

doch aber können die Strahlen eines Punktes parallel aus dem optischen Systeme austreten.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass noch eine weitere Art optischer Bilderzeugung im Insectenauge eine Rolle spielt. Matthiessen[1] hat in jüngster Zeit die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass ein Satz von an einer Axe angereihten Kugelschalen, von denen jede parallele Begrenzungsflächen hat, auch die Wirkung einer Sammellinse zeigt, wenn der Brechungsindex der Kugelschalen in der Richtung des Ganges der Lichtstrahlen abnimmt und die Concavität derselben dem einfallenden Lichte zugewendet ist. Diese Linsenwirkung ist auch dann noch vorhanden, wenn das ganze System an beiden Enden mit planen Flächen schliesst. Es bildet dann auch einen Cylinder.

Matthiessen führt einige Insectenaugen an, von deren Cornea er, da sie nach den Untersuchungen Grenacher's eine Schichtung mit nach hinten gerichteter Convexität zeigen, auch vorauszusetzen ist, dass die hinteren Corneaschichten, als die jüngeren, von geringerer optischer Dichtigkeit sind, vermuthet, dass sie nach diesem Principe, das er das der Etagenlupe nennt, wirken.

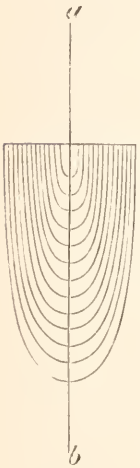


Fig. 8.

Bei der Häufigkeit des Vorkommens einer solchen Schichtung ist es, wie gesagt, nicht unwahrscheinlich, dass das Princip auch im Insectenauge zur Geltung kommt; doch können nur verhältnissmässig kleine Wirkungen durch dasselbe erzielt werden. Die starken Brechungen, die wir im Insectenauge beobachten, würden nach dem Principe der Etagenlupe so grosse Differenzen im Brechungsvermögen der aufeinanderfolgenden Schichten erfordern, dass diese sofort unter dem Mikroskope erkennbar sein müssten. Das ist aber nicht der Fall. Anders ist es mit einer Mischform von Etagenlupe und Linsencylinder, welche auch Matthiessen[2] bespricht und deren Princip Fig. 8 veranschaulichen soll. Es handelt sich um hyperbolische Schichten, welche schalenartig ineinander stecken, und deren Brechungsindex in der Richtung des eindringenden Lichtes ($a\,b$) abnimmt. Man sieht sofort, dass dadurch zugleich die Structur eines Linsencylinders erzeugt wird, indem an jedem Querschnitt das Brechungsvermögen vom Centrum gegen die Peripherie abnimmt. Es ist gerade diese Art der Schichtung, die z. B. beim Auge des Limulus auffällt; ich halte es deshalb für sehr wahrscheinlich, dass sie auch anderen Ortes eine Rolle spielt. Wie wir beim Studium des eben genannten Auges bemerken werden, ist die Wirkung dieser Schichtung, wie zu erwarten war, wesentlich die eines Linsencylinders.

[1] Centralbl. f. Opt. u. Mech. VII, Nr. 10 und Repert. d. Physik XXII, S. 333.
[2] Repert. d. Physik 1886, S. 350.

Ich habe oben auf die Verschiedenheit in der optischen Wirkung kugelig-gekrümmter Trennungsflächen und der Linsencylinder hingewiesen. Es scheint den Lebensbedürfnissen verschiedener Arthropodenfamilien zu entsprechen, dass einmal die Linsenwirkung, das anderemal der Effect des Linsencylinders überwiegt, und dadurch erklärt sich die grosse Mannigfaltigkeit in der Construction der zusammengesetzten Augen, eine Mannigfaltigkeit, gegenüber welcher das Auge, das ein verkehrtes Netzhautbild erzeugt, eine armselige Einförmigkeit aufweist.

Es ist mir nicht bekannt, dass in einem zusammengesetzten Auge das Princip des Linsencylinders allein zur Geltung kommt, obwohl das Auge von Limulus hart an dieser Grenze stehen dürfte, und es ist mir auch kein zusammengesetztes Auge bekannt geworden, in welchem nur das Princip der Linse die optischen Vorgänge beherrscht. Ist ja selbst im Auge der Wirbelthiere und des Menschen das Princip des Linsencylinders verwerthet,[1] indem die Linse geschichteten Bau und in ihrem Kern ein cylinderähnliches Gebilde trägt, dessen Axe mit der Augenaxe (ganz oder näherungsweise) zusammenfällt.

Die optische Wirkung des Linsencylinders ist nahezu unabhängig von der denselben umgebenden Flüssigkeit, die optische Wirkung der kugeligen Flächen ist im höchsten Grade von der Umgebung abhängig. Damit hängt es zusammen, dass jene Thiere, welche theils im Wasser, theils ausserhalb desselben leben, wie z. B. die Schwimm- und Wasserkäfer, eine vordere Begrenzungsfläche der Corneafacetten haben, deren Krümmung kaum in Betracht kommt, während z. B. bei vielen Schmetterlingen diese Flächen einen sehr kleinen Krümmungshalbmesser haben. In der That, die Wirkung des dioptrischen Apparates würde bei starker Krümmung der Corneafacetten sich gänzlich ändern, wenn das Thier aus dem Wasser steigt, während sie sich nahezu gar nicht ändert, wenn die Corneafacette aus einem Linsencylinder besteht. Bei Krebsen, die das Wasser zeitweilig verlassen, waltet ein analoges Verhältniss ob.

Ein anderer Umstand, durch welchen die Mannigfaltigkeit der Augenformen bedingt ist, liegt darin, dass für verschiedene Lebensweisen jene oben besprochene Art des Linsencylinders nicht immer am zweckmässigsten sein muss. Ich habe nämlich der Einfachheit wegen angenommen, dass der Linsencylinder in seiner ganzen Länge genau denselben optischen Bau hat. Er könnte aber, und das kommt thatsächlich vor, in seinem hinteren (dem Augeninnern zugewendeten) Antheile eine raschere Abnahme des Brechungsindex von der Axe gegen die Peripherie haben, als im vorderen Theile, wobei aber zwischen den beiden Antheilen ein allmählicher Uebergang stattfindet. Er entspricht dann, wenn er wieder ein auf Un-

[1] Vergl. E. Brück, Vorlesungen über Physiol. Wien 1887. Bd. II, S. 151.

endlich eingestelltes astronomisches Fernrohr bildet, einem solchen, das vergrössert, d. h. das verkehrte Bildchen liegt jetzt nicht mehr in der Mitte seiner Länge, sondern ist mehr nach hinten gerückt, liegt aber immer noch in der zweiten Brennebene des ersten Linsencylinders, und in der ersten Brennebene des zweiten, wenn wir uns wieder den ganzen Cylinder durch einen Schnitt in der Ebene des verkehrten Bildchens in zwei Theile getheilt denken.

II. CAPITEL.

Die Dioptrik des zusammengesetzten Auges.

Historische Vorbemerkungen.

J. Müller hatte im Jahre 1826 eine Theorie über die Functionsweise des Auges der Insecten aufgestellt,[1] nach welcher diese Thiere ein aufrechtes Netzhautbild haben sollen, das, im Gegensatze zu dem Netzhautbilde des Wirbelthierauges, nicht so sehr durch Sammlung der von je einem Punkte des Objectes ausgehenden Strahlen, als vielmehr durch Trennung der von verschiedenen Punkten des Objectes ausgehenden zu Stande kommt.

In der That hatte J. Müller erkannt, dass die sogenannten zusammengesetzten Augen aus einer grossen Anzahl von Elementen bestehen, deren jedes, wir wollen es ein Facettenglied nennen, eine schwarz pigmentirte Röhre darstellt. Diese Röhren sind in radiärer Stellung auf einer mehr oder weniger vollkommenen Halbkugel aufgesetzt. Was immer die Röhre sonst noch enthalten mag, wenn ihr Inhalt nur durchsichtig ist, so muss an der Oberfläche der Halbkugel ein, wenn auch unvollkommenes aufrechtes Bild eines äusseren Gegenstandes entworfen werden, denn es leuchtet ein, dass auf den Grund jeder Röhre nur Lichtstrahlen gelangen können, welche näherungsweise in der Richtung jenes Kugelradius einfallen, um welchen diese Röhre eben aufsitzt. Strahlen, welche mit grösserer Neigung gegen den Radius, d. i. gegen die Axe der Röhre in dieselbe eindringen, treffen, ehe sie ihren Boden erreicht haben, die Wand derselben, und werden von dem Pigmente, das hier liegt, absorbirt. Befindet sich aber auf dem Boden jeder Röhre ein nervöses Endorgan, d. h. ist die Kugeloberfläche von einer lichtempfindlichen Nervenausbreitung gebildet, so fungirt diese gegen das eindringende Licht convexe Netzhaut, wie die concave des Wirbelthierauges.

Dies in ihren wesentlichsten Zügen die Müller'sche Theorie vom musivischen Sehen und dem aufrechten Netzhautbilde.

Grüel und Gottsche[2] haben den Anstoss dazu gegeben, dass diese Theorie wieder fallen gelassen wurde, ja fast in Vergessenheit gerieth.

[1] Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.

[2] Müller's Arch. 1852.

Letzterer hatte die leicht zu bestätigende Beobachtung gemacht, dass man bei einem Fliegenauge unter passenden Umständen, entsprechend jeder Facette der Hornhaut, mit dem Mikroskope ein verkehrtes Bildchen eines äusseren Gegenstandes zu sehen bekommt, welches Bildchen übrigens schon Leeuvenhök und Anderen bekannt war. Eine Bemerkung, welche J. Müller zu der Mittheilung Gottsche's hinzufügte, mochte in den Lesern den Eindruck erweckt haben, dass der Schöpfer der Theorie des aufrechten Bildes angesichts der sichtbaren verkehrten Bildchen seine Theorie fallen lasse; es folgte eine Anzahl vergleichend anatomischer und physiologischer Untersuchungen über das zusammengesetzte Auge, welche, jenem verkehrten Bildchen Rechnung tragend, die Müller'sche Theorie bei Seite liegen liessen. Es muss das um so auffallender erscheinen, als die Forscher, welche sich mit dem Gegenstande beschäftigten, fast ausschliesslich Mikroskopiker waren, denen die Thatsache, dass jeder Fetttropfen, jede Luftblase u. s. w. ein mikroskopisches Bildchen entwirft, geläufig sein musste; es wäre also zu erwarten gewesen, dass dem Nachweise eines solchen in jeder Facette kein so grosses Gewicht, der einleuchtenden Müller'schen Theorie gegenüber, zugewiesen werde, umsomehr, wenn man erwägt, unter welch bedenklichen Umständen Gottsche sein Bildchen demonstrirte. [1]

So kam es, dass im Jahre 1868 Max Schultze in seinen „Untersuchungen über das zusammengesetzte Auge der Krebse und Insecten" [2] mit Bezug auf die Versuche von Gottsche und Zenker sagen konnte, „die physikalisch nicht haltbare Theorie von dem musivischen aufrechten Bilde im Auge der Insecten ist denn auch durch das Experiment widerlegt", und dass er sich nun der undankbaren Aufgabe unterzog, zu dem vorausgesetzten verkehrten Netzhautbilde jedes Facettengliedes die zugehörige Retina aufzufinden.

Erst 19 Jahre nach der Publication Gottsche's trat eine Wendung in der Angelegenheit ein, indem Fr. Boll, der Schüler Max Schultze's, angeregt durch die Beobachtung, dass auch die Stäbchen der Tritonenretina verkehrte Bildchen entwerfen, die functionelle Bedeutung der Facettenbildchen in Frage stellte, und zur Müller'schen Theorie zurückzukehren mahnte. [3]

Später haben, in verschiedener Richtung arbeitend und unabhängig voneinander, zuerst Grenacher, [4] dann ich eine Lanze für die Müller'sche

[1] Ich bin auf diese Verhältnisse in meiner ersten Abhandlung über das Facettenauge näher eingegangen und verweise hier auf jene. (Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Wiener akad. Sitzber. LXXII, Abth. III, Juli 1875.)

[2] Bonn 1868.

[3] Du Bois-Reymond's u. Reichert's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1871.

[4] Seine erste, mir leider unbekannt gebliebene „Kurze Notiz", wie Grenacher sie nennt, in den Göttinger Nachrichten erschien 1874. Dann kam im Jahre 1875 meine oben citirte Abhandlung, auf welche eine ausführlichere Mittheilung Grenacher's in den Klin. Monatsbl. f. Augenheilkunde 1877 folgte, und sein Werk: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879, erschien.

Theorie vom aufrechten Bilde gebrochen. Grenacher war auf Grund seiner ausgedehnten und erfolgreichen Untersuchungen über die einfachen und zusammengesetzten Augen einer grossen Anzahl niederer Thiere, und insbesondere durch seine grundlegenden Erfahrungen über den nervösen, der Netzhaut entsprechenden Antheil derselben zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Theorie von den Einzelbildchen unhaltbar sei, dass selbst, wenn solche Bildchen da wären, die Netzhaut fehlen würde, welche zur physiologischen Verwerthung derselben nöthig wäre, und dass die anatomischen Verhältnisse durchaus für die Müller'sche Theorie sprächen. Ich habe in gewissem Sinne den entgegengesetzten Weg eingeschlagen. Indem ich von dem Gedanken ausging, dass die wesentlichen optischen Vorgänge in ähnlich gebauten Augen auch wesentlich ähnlich sein würden, untersuchte ich eingehend das Auge nur eines Thieres (des Hydrophilus piceus), und konnte zeigen, dass bei diesem das Gottsche'sche Bildchen zwar sehr schön zu sehen ist, wenn man so verfährt, wie Gottsche es gethan, dass dieses Bildchen im Leben aber nicht zu Stande kommen kann, dass überhaupt unmöglich ein Bildchen da liegen kann, wo es nach jener Theorie liegen müsste, um percipirt zu werden. Hingegen glaubte ich gezeigt zu haben, dass der doch ziemlich complicirte dioptrische Apparat des Facettengliedes seine Bedeutung darin hat, dass er die näherungsweise in der Richtung der Axe derselben einfallenden Lichtstrahlen, theils durch Brechung, theils durch Reflexion bis an die Spitze des Krystallkegels leitet, wo sie dann in viel intensiverer Weise das Nervenelement zu reizen vermögen, als wenn dieser dioptrisch-katoptrische Apparat fehlte. Es wird durch denselben die Helligkeit des aufrechten Netzhautbildes erhöht, was schon J. Müller, freilich in anderer Weise, vermuthet hatte, wie aus folgendem physikalisch etwas unklarem Passus hervorgeht: „Die Convexität der einzelnen Facette der Cornea wird das in der Richtung der Axe einfallende Licht als brechendes Medium der Axe zulenken und in der Tiefe des Auges zu grösserer Einigung bringen. So mag es kommen, dass das den ganzen Kegel durchleuchtende Licht an der Spitze desselben, wo es die Sehfaser afficirt, punktförmig vereinigt wird, wodurch die Bestimmtheit des Bildes sehr gehoben werden muss. Die von der äusseren convexen Fläche der Cornea bedingte Brechung ist aber nicht so gross, dass es zur Entstehung besonderer kleiner Bilder von jeder Facette aus kommen könnte." [1]

Die Concentration der Strahlen an der Spitze des Krystallkegels konnte ich durch Versuche am Auge von Lampyris splendidula mit voller Bestimmtheit nachweisen, nur kommt sie nicht, wie J. Müller meint, allein durch Brechung an der Corneafläche — in diesem Falle müsste wenigstens ein undeutliches verkehrtes Bildchen entstehen —, sondern, wie ich damals meinte, durch totale Reflexion an der Mantelfläche des Krystallkegels zu Stande. Auf diese Weise würde das Licht, wie man das

[1] Zur vergl. Physiol. d. Gesichtssinnes, S. 367.

mit jedem ausgezogenen Glasstabe nachmachen kann, ist es einmal im Kegel gefangen, bis an seine Spitze fortgeleitet. Ich habe später, für das Auge des Leuchtkäferchens in den geschichteten Linsencylindern einen optischen Vorgang gefunden, der im Effect bezüglich der Concentration der Strahlen an der Spitze des Krystallkegels dasselbe leistet, wie die totale Reflexion, aber doch auf einer Brechung beruht. Dass ich das Auge des Leuchtkäferchens zu diesen Versuchen benutzte, hatte darin seinen Grund, dass bei diesem Thiere die Krystallkegel mit der Cornea verwachsen sind, man also in die glückliche Lage versetzt ist, Pigment und die übrigen Weichtheile des Auges abpinseln und den ganzen dioptrischen Apparat bei normaler Lagerung der Krystallkegel zu den Corneafacetten untersuchen zu können.

Auch hatte ich darauf hingewiesen, dass die Resultate meiner dioptrischen Untersuchung des Insectenauges geeignet sind, den Schlüssel zu der Erklärung der Erfahrungsthatsache zu geben, dass diese Thiere ihre Feinde und Freunde vielmehr durch deren Bewegungen, als durch deren Gestalt erkennen.

Ferner ist zu erwähnen, dass Oskar Schmidt[1] bei gewissen Thieren Krystallkegel gefunden, welche nicht symmetrisch um eine Axe geformt waren, sondern die mannigfache Unregelmässigkeiten, vor Allem Biegungen nach Art eines Hornes, zeigten. Er kommt dadurch merkwürdigerweise zu dem Ausspruch, dass nicht nur die Theorie von den verkehrten Bildchen unhaltbar ist — worin ihm, falls seine Beobachtungen richtig sind, jedermann beistimmen wird —, sondern dass damit auch die Theorie vom musivischen Sehen unvereinbar ist. Es hat schon Grenacher gezeigt, dass er in letzterer Beziehung im Irrthum ist, so dass ich mich auf die folgende Bemerkung beschränken kann. O. Schmidt hat selbst in der Art der von ihm gefundenen Krystallkegel gebogene Glasstäbe und Glaskegel angefertigt und sich davon überzeugt, wie in solchen das Licht fortgeleitet wird.[2] Er glaubt auch, dass eine derartige Fortleitung bei den von ihm besprochenen Augen stattfindet. Er scheint aber nicht darauf aufmerksam geworden zu sein, dass auch unter diesen Umständen ein musivisches Sehen möglich ist. Wenn die Licht aufnehmenden Antheile der Krystallkegel in radiärer Anordnung ein Mosaïk bilden, und die Spitzen der Kegel ein Mosaïk, in welchem dieselbe Anordnung herrscht

[1] Die Form der Krystallkegel im Arthropodenauge. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXX. Suppl.

[2] Ich zeige seit meinen ersten Untersuchungen über das zusammengesetzte Auge ein Anzahl solcher theilweise complicirt verbogener Glasstäbe und Glaskegeln in meiner Vorlesung, um die Art, wie das Licht darinnen fortgeleitet wird, zu demonstriren. In neueste Zeit ist dieser übrigens sehr alte Versuch praktisch verwerthet worden. Da, wo es sich darum handelt, das Licht „um eine Ecke" zu leiten, und wo man mit Spiegel und Linse nicht zukann, mag dieses mit Erfolg geschehen. Zur Beleuchtung mikroskopischer Objecte (es wurde eine derartige Lampe in Handel gebracht) wird wohl immer Linse und Spiegel vorzuziehen sein.

so muss unter den entsprechenden Bedingungen nach dem Müller'schen Principe ein Bild entstehen, es mögen die Kegel zwischen ihrer Basis und ihrer Spitze gebogen sein oder nicht, sie mögen alle in der gleichen Weise, oder es mag jeder in besonderer Weise verbogen sein.

Auch Notthaft[1] tritt betreffs des aufrechten Netzhautbildes auf die Seite der Müller'schen Theorie und stellt eine Ansicht über die Functionsweise des Facettenauges auf, die wesentlich in Folgendem besteht: „Es fällt auf jede Retinula ein cylindrisches Lichtbüschel oder eine Lichtlinie genau in der Richtung der optischen Axe des Augenelementes. Die einzelnen, dieses Büschel zusammensetzenden Lichtstrahlen halten im strengen Sinne die gleiche Richtung ein. Das Stück des Gegenstandes, von welchem dieselben ausgehen und welches ein einzelnes Elementarsehfeld erfüllt, ist somit für alle noch so verschiedenen Entfernungen durchaus gleich gross; es ist nämlich genau gleich dem Querschnitte des hinteren zugespitzten, nicht pigmentirten Endes des Krystallkegels, oder gleich demjenigen der Retinula."[2] Da die Strahlen dieses Lichtbüschels streng parallel sind, so wird weiter ausgeführt, kommen sie immer von der gleichen Anzahl von nebeneinander stehenden leuchtenden Punkten der Aussenwelt, welche in ihrer Gemeinschaft ein Elementarsehfeld bilden, es mag das gesehene Object nahe oder ferne sein. Nun nimmt die Helligkeit eines Lichtpunktes mit dem Quadrate der Entfernung ab, es muss also auch die Helligkeit des ganzen Elementarsehfeldes mit dem Quadrate der Entfernung abnehmen. Das Insect orientire sich also dadurch in der Aussenwelt, dass es alle nahen Objecte hell, alle fernen dunkel sieht, ja es werde dadurch in die Lage gesetzt, ohne Augenlider seine Augen dem directen Sonnenschein auszusetzen, da die Sonne so weit ist, etc.

Abgesehen davon, dass das Insect nach dieser Theorie jeden dunklen Gegenstand für einen entfernten halten muss, ist dieselbe aus physikalischen Gründen nicht annehmbar. Denn entweder ist unter jenem Lichtbüschel, das auch Lichtlinie genannt wird, wirklich ein unendlich dünner Strahl gemeint, dann geht er auch von einer unendlich kleinen Fläche des Objectes aus, einem Punkte. Ist aber die Helligkeit des Objectes keine unendliche, sondern nur eine endliche, wie bei allen beleuchteten Objecten, so geht von einem Punkte desselben nur unendlich wenig, d. i. kein Licht aus, das Insect könnte also nicht sehen. Oder es ist unter dem Lichtbüschel eine Anzahl parallel nebeneinander verlaufender Strahlen, deren Querschnitt eine endliche Grösse hat, gemeint (wie die obigen Angaben wahrscheinlich machen), dann können dieselben niemals parallel bleiben, wenn sie durch gekrümmte Trennungsflächen verschiedener Medien hindurchdringen, wie solche im Facettengliede des Insectenauges vorkommen, und natürlich auch von Notthaft anerkannt werden. Werden die Lichtstrahlen

[1] Ueber die Gesichtswahrnehmungen vermittelst des Facettenauges. Frankfurt a. M. 1880.

[2] l. c. S. 61.

aber gebrochen, dann treten auch die Gesetze in Geltung, welche derartige Strahlenbrechungen beherrschen, die Helligkeit nimmt nicht mehr ab mit dem Quadrate der Entfernung. Notthaft hat ausführliche Messungen über die Grösse der Hornhautfacetten bei zahlreichen Insecten ausgeführt, die an und für sich werthvoll sind. Ob er mit Recht die Grösse einer Facette als Massstab für die Sehschärfe des Thieres betrachtet, muss wohl dahingestellt bleiben, ich vermag die Berechtigung dazu nicht einzusehen.

Eine eigenthümliche Modification der Müller'schen Theorie rührt von Thompson Lowne her.[1] Nach ihm ist jenes Gebilde, das man den Sehstab nannte und allgemein zu dem nervösen Antheile des Sehorganes rechnet, ein Theil des dioptrischen Apparates, und erst hinter den Sehstäben liege eine bisher übersehene Retina. Der Sehstab sei nun thatsächlich von anderer Gestalt und von anderem Habitus als er gewöhnlich abgebildet wird, er stelle nämlich einen nach vorne convexen, ziemlich voluminösen Körper dar, der vermöge dieser convexen Fläche ein Bild eines vor ihm gelegenen Gegenstandes auf der Netzhaut entwerfen kann. Als der Gegenstand zu diesem Netzhautbildchen fungire aber das Gottsche'sche, im Krystallkegel liegende verkehrte Bildchen, das jedes Facettenglied unter dem Mikroskope zeigt. Es entstünde demnach auf der präsumptiven Retina ein zweimal umgekehrtes, d. h. ein aufrechtes Bildchen eines äusseren Objectes. Jedes dieser Bildchen enthält nur einen kleinen Theil des Sehfeldes, so dass sich ein aufrechtes Netzhautbild zusammensetzt, dessen einzelne Theile, die so zahlreich wie die Facetten des Auges sind, selbst aufrecht stehende Bildchen der betreffenden einzelnen Antheile des Sehfeldes sind.

Auch dieser Hypothese vermag ich nicht zuzustimmen. Denn erstens kann ich in dem Sehstab kein optisches Medium erkennen, das im Stande wäre, ein Bildchen zu entwerfen; schon die Anwesenheit des Rhabdomes in demselben mit seinem starken Brechungsindex und dem complicirt gestalteten Querschnitt scheint mir das unmöglich zu machen. Zweitens kann ich nicht zugeben, dass die Retina hinter den Sehstäben da liegt, wo Thompson Lowne sie annimmt. Es ist natürlich sehr misslich, von der Lage der Retina im zusammengesetzten Auge Bestimmtes aussagen zu wollen. Es fällt diese Frage dem Sinne nach zusammen mit der auch für das Wirbelthierauge noch nicht sicher beantworteten Frage nach der empfindlichen Schichte der Nervenausbreitung. Doch glaube ich, dass aus dem später zu schildernden Verhalten des Retinapigmentes und hauptsächlich des Tapetums im Insecten- und Krebsauge mit an Gewissheit grenzender Wahrscheinlichkeit hervorgeht, das Licht bewirke seine Nervenerregung in einer vor den centralen Enden der Sehstäbe gelegenen Schichte. Denn Niemand wird annehmen wollen, dass sich bei Nachtthieren, sobald die Dunkelheit eintritt, eine dicke Schichte stark reflec-

[1] Transact. of the Linnean Soc. Zool. 1884.

render Tapetumsubstanz zwischen dem dioptrischen Apparat und der lichtempfindlichen Schichte enthüllt. Man wird es vielmehr selbstverständlich finden, dass, wie beim Säugethier, das Tapetum im Sinne des Ganges der Lichtstrahlen hinter der empfindlichen Schichte liegt. Auf die Bilder, welche Thompson Lowne zur Annahme seiner Retina bestimmten, komme ich später zurück.

Im Grossen und Ganzen scheint es, dass Max Schultze der Letzte war, der mit überlegenem Lächeln auf die Müller'sche Theorie vom aufrechten Netzhautbild herabsehen konnte, die Forscher der letzten Jahre neigen unzweifelhaft dieser Theorie zu; ich erwähne z. B. der schönen biologischen Beobachtungen Forel's,[1] der entschieden auf dem Boden dieser Theorie steht, sowie jener Plateau's[2] und der Darlegungen von Sharp.[3] Auch C. Claus ist auf Grund seiner Untersuchungen des Phronimaauges gegen die Leydig-Gottsche'sche Theorie und für die Müller'sche eingetreten.[4] Blos Patten[5] hat in neuester Zeit anatomische Befunde veröffentlicht, die der Müller'schen Theorie nicht günstig sind die aber wohl noch sehr der Bestätigung bedürfen.

Endlich habe ich der Vollständigkeit wegen noch zu bemerken, dass ich auf der 61. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Köln am Auge des Leuchtkäferchens das aufrechte Netzhautbild unter dem Mikroskope demonstrirt habe.[6]

Nach meinen Erfahrungen lassen sich die zusammengesetzten Augen ihrer optischen Wirkung nach in drei Typen theilen; alle entwerfen ein aufrechtes Netzhautbild, aber in verschiedener Weise. Zwei dieser Typen wirken dioptrisch, eine hauptsächlich katoptrisch. Die Netzhautbilder der beiden ersten Typen, von denen zunächst die Rede sein soll, will ich ihrer Entstehungsweise nach als das Appositionsbild und als das Superpositionsbild unterscheiden. (Letzteres ist identisch mit dem früher von mir Summationsbild genannten Bilde des Lampyrisauges; seit mir das Appositionsbild bekannt geworden ist, halte ich es, um Missverständnisse zu vermeiden, für zweckmässiger, den Namen Summationsbild fallen zu lassen.)

Um den dioptrischen Apparat eines Auges zu studiren, ist es höchst wünschenswerth, dass derselbe ein Ganzes darstellt, mit dem man hantiren kann. Die meisten Augen entsprechen dieser Anforderung nicht, die zahl-

[1] Sensations des Insectes. Recueil zoolog. Suisse, Bd. IV, 1886 u. 1887.

[2] Rech. expérim. sur la vision chez les arthropodes. Acad. d. sciences zu Brüssel 1887 u. 1888.

[3] Adress read before the Entomological Society of London, 16. Jänn. 1889.

[4] Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten aus dem zoolog. Institute d. Universität Wien. Bd. II, S. 71.

[5] Journ. of Morphology I, Nr. 1, 1887.

[6] Tagblatt der 61. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte in Köln. Köln 1889, S. 71.

reichen Krystallkegel, die durch Weichtheile an die Cornea geheftet sind, kommen leicht aus ihrer Lage, sobald man das Auge exstirpirt hat, das Pigment thut das Uebrige, um ein genaueres Studium des optischen Verhaltens unmöglich zu machen.

Es gibt aber Thiere, bei welchen die Krystallkegel oder solche Cuticulargebilde, welche ihnen, wenn auch vielleicht nicht morphologisch, doch functionell entsprechen, mit der Hornhaut verwachsen sind; hier hat man dann den ganzen dioptrischen Apparat in einem Stück vereinigt, kann denselben vom Pigment befreien und in seinem Verhalten gegen Licht studiren. Ich wählte zum Studium des einen dioptrischen Typus das Auge eines Krebses, des Schwertschwanzes (Limulus), das ausserdem den Vortheil hat, sehr grosse Elemente zu besitzen; und zum Studium des anderen Typus das unseres Leuchtkäferchens. Letzteres ist zwar recht klein, doch in hinlänglicher Anzahl leicht zu beschaffen.

A. Das Appositionsbild von Limulus.

Das grosse, ganz unbewegliche Auge des Schwertschwanzes, das in seinen Dimensionen und Umrissen unserer Lidspalte nicht unähnlich, mit der Längsausdehnung von vorne nach rückwärts gerichtet ist, hat einen sehr grossen Krümmungshalbmesser. Seine Oberfläche ist derb, chitinös; es lässt schon mit freiem Auge Facetten erkennen. Selbst an getrockneten Exemplaren, schöner an Spirituspräparaten und am besten am lebenden Thiere gewahrt man im Auge einen schwarzen Fleck, der vollkommen den Eindruck einer grossen Pupille macht, auch in der Tiefe zu liegen scheint. Diese „Pseudopupille" ist aber nur ein optisches Phänomen, wie man sich sofort überzeugt, wenn man das ganze Thier hin und her wendet. Die Pupille behält dann nämlich ihren Platz, indem sie stets dem Beschauer zugewendet ist. Diese Pseudopupille ist bei zahlreichen Thieren zu beobachten und ihre Erklärung wird uns später noch beschäftigen. Sie wurde schon von Leydig bemerkt und als optisches Phänomen erkannt.[1]

Führt man senkrecht zur Oberfläche einen Schnitt durch das Auge von Limulus, so sieht man an die Cornea angewachsene zahlreiche Zapfen aus Chitinsubstanz in die Tiefe ragen. Einer derselben ist Taf. III, Fig. 20, dargestellt. Die Cornea selbst lässt kaum gewölbte Facetten erkennen, die Spitze des Kegels ist abgestuzt, und diese Endfläche erscheint sogar, wenigstens an manchen Stellen des Auges, geradezu schwach concav. Das Ganze besteht, wie Grenacher[2] dieses schon abbildet, aus Lamellen, welche sich aussen der äusseren Oberfläche, in der Tiefe aber mehr und mehr der inneren, Zapfen bildenden Oberfläche anschliessen und diese Oberfläche auch bilden. Dabei heben sich gewisse Schichten

[1] Müller's Arch. f. Physiol. 1855, S. 431.

[2] Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879, Taf. XI, Fig. 123.

durch ihr optisches Verhalten von ihrer Nachbarschaft ab, eine oberflächliche, welche aber schon deutliche Zapfen zeigt, und eine wahrscheinlich in jedem Kegel enthaltene, aber nicht überall gleich deutliche, mit den Chitinlamellen nicht parallele Schichte, welche einen Kegelmantel von dem Kegelinnern trennt. (S. Holzschnitt Fig. 10, S. 27.) Es macht den Eindruck, als stäken in den Kegeln noch Kegeln anderen optischen Verhaltens, und es ist auch so. Der Kegelmantel ist aber nicht anatomisch vom Kern getrennt, sondern nur durch sein Lichtbrechungsvermögen von diesem verschieden. An den Stellen, welche den Zwischenräumen der Kegel entsprechen, ist die ganze Chitinmasse durch feinste Porencanäle senkrecht zur Oberfläche durchsetzt (bei *a* der Tafel), die man am besten an Horizontalschnitten sieht, und die meines Wissens nirgends beschrieben sind. (In der Abbildung sind nur wenige als mit Luft gefüllt dargestellt; die meisten sind mit Flüssigkeit erfüllt und dadurch undeutlich geworden.)

Ich muss bemerken, dass ich sowohl die Trennungsfläche als die Scheidung der Kegel in zwei Bestandtheile an vielen Schnitten vermisst habe, so dass ich vermuthe, es möchten die optischen Differenzen, um die es sich da handelt, in verschiedenen Antheilen des Auges ungleich stark ausgeprägt sein.

Eine auffallende Eigenthümlichkeit des Limulusauges, die das Studium des optischen Verhaltens recht erschwert, besteht darin, dass die Kegel mit ihren Axen nur in der Gegend der Mitte des Auges senkrecht zur Hornhautoberfläche stehen. Denkt man sich durch die Mitte des Auges eine auf der Oberfläche senkrecht stehende Linie gelegt, so convergiren die Kegelaxen nicht nach dem auf dieser Linie gelegenen Krümmungsmittelpunkt der Cornea, sondern nach Punkten, die zwischen diesem und der Hornhaut liegen. Je näher also an der Peripherie des Auges, desto schiefer sitzt der Kegel der Hornhaut auf; der Winkel, den seine Axe mit der Hornhautoberfläche bildet, kann von einem Rechten bis um 40 Grad abweichen und wohl noch mehr. (Vgl. Holzschnitt Fig. 9, S. 25.)

Der ganze Kegel ist, abgesehen von seiner abgestutzten Spitze, in schwarzes Pigment gehüllt, und der Spitze gegenüber befindet sich nach meinen Schnitten in einer Entfernung von circa 0·04 Millimeter die Retinula (*R*) mit dem am Querschnitte sternförmigen Rhabdom. (S. Fig. 21.) Die Elemente der Retinula sind verglichen mit der Grösse der Facettenglieder und mit jenen anderer Augen ganz besonders kurz. Auch die Retinula ist noch eingehüllt in Pigment, das fast in Continuität mit jenem des Kegels steht, so dass nur die kurze Strecke zwischen der Kegelspitze und den nervösen Elementen pigmentfrei ist.

Die Spitzenfläche des Kegels — so will ich die Abstutzungsfläche an der Spitze nennen — pflegt nicht kreisrund, sondern elliptisch zu sein Ich fand den längeren Durchmesser in einem speciellen Fall 0·09, den kürzeren 0·07 Millimeter. Doch mögen auch da Variationen vorkommen. So gibt Grenacher den Durchmesser mit 0·065 Millimeter an.

Um nun die dioptrischen Eigenschaften des Auges zu studiren, war es natürlich wünschenswerth, frische Thiere zur Verfügung zu haben. Ich bekam zwei Exemplare von Limulus polyphemus aus dem Berliner Aquarium lebend nach Wien. Exstirpirt man das Auge, so gelingt es leicht, den ganzen dioptrischen Apparat von seinen Weichtheilen abzuschälen, ein zartes Abpinseln bringt die Reste des Pigmentes, wenn solche an einzelnen Stellen fester haften, hinweg.

Will man sich von der Wirkung eines solchen dioptrischen Apparates eine richtige Vorstellung bilden, so ist die Regel geboten, seine Flächen mit Medien in Berührung zu bringen, welche denselben Brechungsindex haben, wie jene Medien, welche diese Flächen im Leben berühren. Hat ja doch eine Linse eine andere Brennweite unter Wasser, eine andere in der Luft. Die vordere Fläche des Auges ist normalerweise bei Limulus mit Wasser oder mit Luft in Berührung, da er sein Leben theils im Meere, theils am Strande verbringt. Ich wählte bei meinen Untersuchungen Luft als erstes Medium. Die hintere Begrenzungsfläche des dioptrischen Apparates, d. i. die Manteloberfläche der Kegel und deren Spitzenfläche, stossen an Zellen, welche mit Blutflüssigkeit getränkt sind. Obwohl der grösste Theil dieser Zellen pigmentirt ist, ist ihr Brechungsindex, oder jener der Flüssigkeitsschichte, welche zwischen diesen Zellen und dem Kegel anzunehmen ist, nicht gleichgiltig, wegen einer etwa vorkommenden totalen Reflexion.

Ich hatte schon früher für derartige Untersuchungen am Insectenauge den Brechungsindex des Käferblutes (von Hydrophilus) bestimmt und $n = 1{\cdot}346$ gefunden; eine sehr verdünnte Glycerinlösung von demselben Brechungsvermögen diente mir da als Benetzungsflüssigkeit für die hintere Fläche. Es war vorauszusetzen, dass das Krebsblut keinen nennenswerth verschiedenen Brechungsindex hat, weshalb ich bei der Untersuchung von Limulus dieselbe Glycerinlösung anwendete. Ich durfte das umsomehr, da ich mich überzeugt hatte, dass die Leistungen des dioptrischen Apparates bei diesem Thiere merklich gleich waren, ob ich denselben in der geschilderten Weise richtig montirte, oder ob ich ihn ganz in Wasser eintrug, oder in sehr stark lichtbrechende Flüssigkeiten, selbst in Anilin, legte. Letzteres hat den Brechungsindex $n = 1{\cdot}5803$, bricht also stärker wie die gebräuchlichen Glassorten. Dieses beweist, dass bei Limulus merklich alle Brechung im Inneren des dioptrischen Apparates stattfindet und die Trennungsflächen nahezu keine Rolle spielen.

Nichtsdestoweniger habe ich die Bestimmungen und Messungen, die alsbald mitgetheilt werden sollen, alle bei correcter Montirung des dioptrischen Apparates gemacht. Es wurde also das von allen anhaftenden Weichtheilen befreite Auge an seiner vorderen Fläche mit verdünntem Glycerin befeuchtet, damit diese nicht durch Austrocknen rauh wird und die Schönheit des Bildes stört. Dieses konnte ohne Gefahr geschehen, da bekanntlich eine hinlänglich dünne Schichte eines wie immer brechenden

Mediums keinen Einfluss auf den Gang der gebrochenen oder zu brechenden Strahlen hat. Dann wurde das Auge auf einen durchbohrten Objectträger gelegt, seine nach oben gerichtete Concavität mit einem Tropfen Glycerin des genannten Brechungsvermögens erfüllt und auf diesen ein Stückchen eines Deckgläschens gelegt. Letzteres, damit der Gang der Strahlen bei ihrem Austritt aus der Flüssigkeit nicht durch eine Wölbung derselben beeinflusst wird.

So kann man das Präparat unter das Mikroskop bringen, wobei man natürlich ohne Beleuchtungsapparat und mit dem Planspiegel arbeiten muss, oder noch besser, man legt das Mikroskop, nachdem das Auge vorsichtig befestigt wurde, horizontal und richtet es direct nach den Objecten, deren Bilder beobachtet werden sollen. So verfuhr ich gewöhnlich.

Das erste, was bei Einstellung auf die Kegel auffällt, ist die schon genannte starke Convergenz ihrer Axen. Hat man in der Mitte des Sehfeldes einen Kegel eingestellt, dessen Axe mit der des Mikroskopes zusammenfällt, so weichen die sechs Nachbarkegel schon merklich von dieser Richtung ab, und am Rande des Sehfeldes — man arbeitet natürlich mit schwacher Vergrösserung — sind die Kegel schon im Halbprofil zu sehen.

An den Spitzenflächen liegen nun die Bilder äusserer Objecte. Dieselben sind viel grösser als man sie etwa an den Hornhäuten der Insecten zu sehen pflegt und sind nicht sehr scharf. Stellt man den Balken eines Fensterkreuzes ein, so erkennt man leicht, dass dieser Mangel an Schärfe daher rührt, dass das Bild schon in der Ausdehnung der Spitzenfläche recht starke Krümmung hat. Hat man den Balken in der Mitte dieser Fläche scharf eingestellt, so muss man die Stellschraube recht nennenswerth gebrauchen, um an der Peripherie das Maximum der Schärfe zu erzielen.

Was die Lage des Bildes betrifft, so ist dieselbe schon aus diesem Grunde natürlich nicht genau anzugeben. Ausserdem aber kommen kleine Verschiedenheiten in derselben bei verschiedenen Kegeln vor. Ich überzeugte mich in manchen Fällen, dass das Bild in der Mitte der Spitzenfläche gerade mit dieser Fläche zusammenfällt, bei anderen Kegeln sah ich dasselbe etwas hinter der Spitzenfläche. Dass es vor derselben liegt, dürfte kaum vorkommen.

Richtet man das Auge nach einen als Gegenstand wirkenden Lichtpunkt (ein Gasrundbrenner ist mit einem weissen Thoncylinder und einem schwarzen Blechcylinder umgeben, welche beide an einer correspondirenden Stelle ein Loch von circa 1 Centimeter Durchmesser haben), so sieht man natürlich in den Spitzenflächen jener Kegel, deren Axe nahezu parallel zur Mikroskopaxe stehen, die hellen Bildpunkte. An den Mantelflächen dieser Kegel, sowie in der Tiefe zwischen ihnen sieht man nirgends Licht austreten, ein Beweis, dass alles Licht, welches näherungsweise in der Sehrichtung überhaupt das Auge trifft, an die Spitzenflächen gelangt, und keines zwischen denselben austritt. Anders ist es mit den Kegeln, welche

mit ihrer Axe von der Sehrichtung nennenswerth abweichen. An diesen sieht man eine in der Mantelfläche oder in deren Nähe gelegene Brennlinie. Die Entstehungsweise derselben ist leicht einzusehen. Ein Linsencylinder wirkt für Strahlen, welche auf denselben senkrecht zu dessen Längsaxe fallen, wie eine Cylinderlinse, er sammelt die Strahlen in einer Brennlinie. Die schief gegen die Einfallsrichtung des Lichtes stehenden Kegel nehmen eine Mittelstellung ein zwischen jener, bei welcher ein Bildpunkt in der Spitzenfläche und jener, bei welcher eine Brennlinie entsteht, die parallel der Axe liegt. In der That kann man häufig sehr schön verfolgen, wie die Lichtpunkte des centrirten Kegels in dem Nachbarkegel schon in radiärer Richtung ausgezerrt sind und so in den peripherer gelegenen Kegeln allmählich in die Brennlinien übergehen, die erst nahe der Spitze, dann länger werdend, immer innerhalb oder doch in nächster Nähe der Mantelfläche liegen.

Macht man dicke Querschnitte durch die Kegel, so dass eine Schnittfläche das vordere, die andere das hintere Ende eines solchen abtrennt, so wirkt der zurückbleibende mittlere Theil immer noch wie eine Convexlinse, nur liegt das verkehrte Bildchen, das er entwirft, in grösserer Entfernung, als beim unversehrten Kegel.

Es geht aus dem Mitgetheilten hervor, dass ein Kegel des Limulusauges, natürlich von der Hornhautoberfläche bis an die Spitzenfläche gerechnet, ein dioptrischer Apparat ist, der ausschliesslich oder doch hauptsächlich als Linsencylinder wirkt, und zwar als einer näherungsweise von der Länge seiner Brennweite. Da er im Vergleiche zu den Linsencylindern anderer zusammengesetzter Augen sehr lang ist, so muss auch sein Bild entsprechend gross sein.

Ich bestimmte die Grösse desselben, indem ich zwei Lichtpunkte als Objecte verwendete und die Entfernung ihrer Bildchen mass. Es ergab sich: Das Bild eines 150 Centimeter vom Auge entfernten, 22 Centimeter messenden Objectes ist 0·043 Millimeter gross.

Von functioneller Bedeutung ist nun die folgende Beobachtung. Hat man auf die beiden in der Ebene der Spitzenfläche liegenden Bilder der Lichtpunkte eingestellt und verschiebt dann durch Schraubeneinstellung die Focalebene des Mikroskopes nach rückwärts (gegen den Augenhintergrund), so geht jeder der beiden Bildpunkte in einen Zerstreuungskreis auseinander, die Centren der beiden Zerstreuungskreise rücken dabei gegen- und ineinander, so dass bald nur mehr ein näherungsweise kreisförmig begrenzter Zerstreuungskreis zu sehen ist. Der Zerstreuungskreis hatte dann in einem speciellen Falle einen Durchmesser von 0·13 Millimeter.

Auch bei anderen, geringeren Entfernungen des Objectes konnte ich mich von der Convergenz der austretenden Strahlenkegel überzeugen. Doch kann ich nicht unerwähnt lassen, dass ich bisweilen Kegel traf, an welchen diese Convergenz weniger ausgesprochen war, ja bei denen man zweifeln konnte, ob die beiden austretenden Lichtkegel mit ihren

Axen nicht parallel stehen. Divergenz derselben kommt nach meinen Erfahrungen nicht vor. Bei den vollkommen frischen Augen sah ich das parallele Austreten freilich nie, so dass es dahingestellt bleiben muss, ob man es hier mit Verschiedenheiten der Kegel intra vitam oder nur post mortem zu thun hat. Für die physiologische Deutung sind diese kleinen Variationen übrigens von untergeordneter Wichtigkeit.

Die optische Wirkung eines Kegels von Limulus entspricht also auch in Bezug auf die Richtung der gebrochenen Hauptstrahlen, somit in allen wesentlichen Punkten der eines Linsencylinders von der ungefähren Länge seiner Brennweite. (Vgl. d. physik. Einleitung.) Da, wo die Hauptstrahlen die geschilderte Convergenz zeigen, ist eine etwas grössere Länge vorauszusetzen.

Um uns die Entstehung des Netzhautbildes im Gesammtauge klar zu machen, haben wir jetzt zu fragen, wie gross jener Theil des Sehfeldes ist, von dem aus das Licht an und durch die Spitzenfläche eines Krystallkegels dringt, somit genau oder nur annähernd — das möge vorläufig noch unerörtert bleiben — die Richtung zur Retinula eines Facettengliedes eingeschlagen hat.

Meine Messungen ergaben, dass das Bildchen eines Lichtpunktes die Spitzenfläche durchwandert, wenn der Lichtpunkt in einer Entfernung von 63 Centimeter vom Auge eine Verschiebung um 8·5 Centimeter erfährt. Rechnet man das der Anschaulichkeit wegen für ein Object um, welches sich in 1 Meter Entfernung vom Auge befindet, so geht daraus hervor, dass ein Kegel des Limulusauges durchsetzt wird von Licht, welches von einer Kreisfläche des Objectes, deren Durchmesser 13·5 Centimeter beträgt, ausgestrahlt worden ist.

Oder in Winkelgraden ausgedrückt: Fallen auf die Corneafläche eines Kegels Lichtstrahlen aus den verschiedensten Richtungen, so passirt von allen diesen nur jener Theil die Spitzenfläche, welcher vor dem Eintritt in das Auge einen Lichtkegel gebildet hat, dessen in der Eintrittsstelle gelegener Spitzenwinkel näherungsweise acht Winkelgrade hat.

Ich bestimmte weiter an demselben Auge, an welchem diese Messungen gemacht waren, den Krümmungsradius der vorderen Fläche. Es geschah das mit Hilfe des Ophthalmometers. Ich fand denselben $r = 7{\cdot}4$ Millimeter. Endlich mass ich an dem Auge die Entfernung der Mittelpunkte je zweier benachbarter Basen der Chitinkegel. Dabei wurde das Auge mit der Vorderfläche nach oben unter das Mikroskop gelegt und theils aus den allerdings kaum erkennbaren Wölbungen, theils und hauptsächlich aus dem optischen Effect der ganz oder näherungsweise senkrecht stehenden Kegel deren Entfernung beurtheilt. Dieselbe war nicht gleich, schwankte bis zu $^1/_5$ oder $^1/_{10}$ ihrer Grösse und gab als Mittelwerth 0·28 Millimeter.

Alle diese gemessenen Werthe können theils wegen der Schwankungen, welche die Objecte selbst zeigen, theils wegen der Schwierigkeit der Messungen nur den Anspruch machen, als Näherungswerthe betrachtet zu werden. Sie genügen aber auch als solche zur Orientirung über die Leistungen des Auges.

Bei dem genannten Krümmungsradius des Auges von 7·4 Millimeter und bei dem Oeffnungswinkel des Lichtkegels von 8 Grad, welcher für jeden Chitinkegel als verwerthbar in Betracht kommt, würde es, damit jeder Punkt des Objectes Licht in den Augenhintergrund entsenden kann, nahezu ausreichen, wenn die Kegel in einer Entfernung von 1 Millimeter der Cornea aufsässen. Wir sahen aber aus der Entfernung der Kegelbasen von 0·28 Millimeter, dass drei bis vier Kegel auf einen Millimeter kommen, woraus hervorgeht, dass ein Punkt des Gegenstandes sein Licht zugleich in mehrere Kegel so entsendet, dass es optisch verwerthet werden kann.

Damit stimmt auch die directe Beobachtung überein. Gab ich dem Lichtpunkt eine solche Stellung, dass sein Bild in die Mitte der Spitzenfläche eines senkrecht gestellten Kegels fiel, so war es auch in den sechs rund um den ersten gestellten Nachbarkegeln noch im Bereiche der Spitzenfläche, freilich stark excentrisch gelegen, zu sehen; in einem Durchschnitte des Auges würden also, wie die Berechnung erwarten liess, je drei Kegel die Strahlen eines äusseren Punktes durch die Spitzenfläche leiten und ihnen jene Richtung geben, in welcher sie empfindende Elemente finden dürften.

Wirkung der Schiefstellung des Kegels. Ich habe bisher die Verhältnisse so besprochen, als wenn die Axen der Chitinkegel alle radiär auf der Hornhautoberfläche stünden. Wie oben hervorgehoben, ist das nicht der Fall, sie sitzen um so schiefer der Oberfläche auf, je peripherer sie im Auge stehen. Das hat in Bezug auf die bisher dargelegten Verhältnisse keinen wesentlichen Einfluss; sicherlich nicht für die mittleren Antheile des Auges, wo die Schiefstellung eine geringe ist. Als Ganzes bildet diese Lagerung der Kegel eine Einrichtung, durch welche das Sehfeld jedes Auges erweitert wird. Bei der geringen Wölbung, welche das Auge von Limulus zeigt, dürfte diese Einrichtung in der That recht nützlich sein, und dürfte seinen Grund darin haben, dass die Thiere bei ihrer Lebensweise ein stark gewölbtes Auge nicht brauchen könnten. Sie graben sich nämlich in Sand ein,[1] wobei das gewölbte Körperschild, in dem sich die gänzlich unbeweglichen Augen eingesetzt finden, die steinigen Massen bei Seite schieben muss. Es war in der That bei den Exemplaren, die ich sah, die Mehrzahl der Augen zerkratzt, und wäre das gewiss

[1] Vgl. Brehm's Thierleben, 1. Aufl. VI, S. 656.

in höherem Grade, wenn die Augen sich in ihrer Wölbung von der Krümmung des Körperschildes stärker abheben würden.

Wieso das Sehfeld auf diese Weise erweitert wird, leuchtet ein, wenn man erwägt, was für eine Brechung jene Lichtstrahlen beim Eintritt in den dioptrischen Apparat erleiden müssen, welche zur Retinula gelangen. Ich habe in Holzschnitt Fig. 9 die Stellung eines centralen und eines peripheren Kegels schematisch angedeutet, wobei natürlich die wahren Dimensionen des Auges nicht beibehalten werden konnten.

Der Kegel *A*, der der Gegend des Augencentrums entspricht, vereinigt als Linsencylinder die Lichtstrahlen (*s*, *t*), welche senkrecht auf die Cornea fallen, in einem Punkte (*a*) nahe der Spitzenfläche auf der Axe des Kegels, und Strahlen, die unter geringer Neigung zur Axe, z. B.

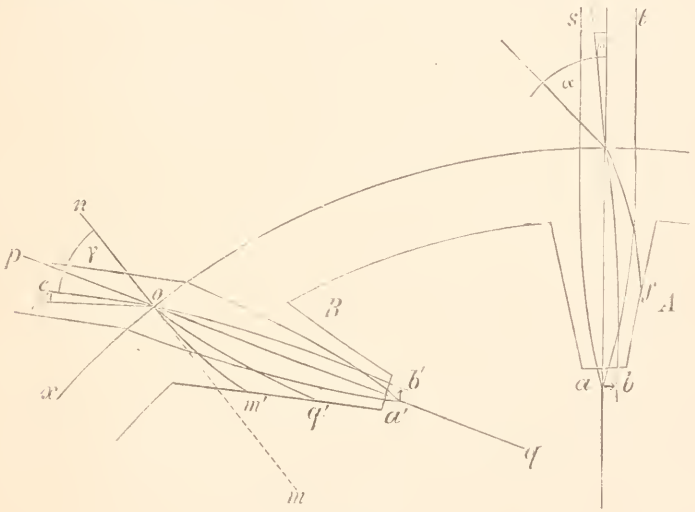


Fig. 9.

unter dem Winkel β einfallen, in derselben Ebene neben der Axe (in *b*). So entsteht, wie wir sahen, das verkehrte Bildchen. Strahlen, die unter stärkerer Neigung gegen die Oberfläche, beziehungsweise die Kegelaxe auffallen, z. B. unter dem Winkel α, werden schon nicht mehr zur Bilderzeugung verwendet, sondern vom Pigmente absorbirt (in *f*).

Anders beim Kegel *B*, der der Peripherie des Auges angehört. Hier fällt die Axe des Kegels *p q* nicht mehr zusammen mit dem auf der Corneaoberfläche errichteten Lothe *n m*. Es dringt deshalb auch ein Lichtstrahl, der die Oberfläche senkrecht trifft, nicht mehr durch die Spitzenfläche, sondern wird ungefähr den durch $o\,m_1$ angegebenen Weg machen, und bei m_1 vom Pigment absorbirt werden. Aber auch Lichtstrahlen, die parallel der Kegelaxe *p q* einfallen, werden kaum mehr die Spitzenfläche erreichen, sondern an der Mantelfläche durch Pigment absorbirt werden, indem sie den durch $p\,o\,q_1$ angedeuteten Weg zurücklegen. Erst Strahlen, welche, wie *o c* mit der Kegelaxe einen Winkel von mäs-

siger, mit dem Oberflächenloth einen Winkel von bedeutender Grösse (Winkel γ) bilden, sind nach dem Eintritte in die Cornea der Kegelaxe parallel, verhalten sich also wie Strahlen, welche für den centralen Kegel (A) von einem Objectpunkte kommen, der in seiner Axe liegt. Und die Strahlen, welche mit oc einen kleinen Winkel (β_1) bilden, gelangen nach b_1 und entwerfen mit den ersteren zusammen das verkehrte Bildchen $a_1 b_1$. Ich will den Strahl co die optische Axe des Kegels nennen, zum Unterschied von der anatomischen Axe $p o a_1$.

Bringt also im Sinne der Müller'schen Theorie jedes Facettenglied eines zusammengesetzten Auges fast nur das Licht zur Empfindung, welches näherungsweise in seiner Axe einfällt, was, wie wir noch sehen werden, für viele Augen nur in sehr wenig strengem Sinne richtig ist, und stehen die Axen der Facettenglieder senkrecht zur Corneaoberfläche, dann gibt die Stärke der Hornhautwölbung bei gleicher Basis des Auges (genauer gesprochen die Grösse des Bruchtheiles der Kugeloberfläche, den die Hornhaut darstellt) ein Mass für die Grösse des Sehfeldes. Durch die geschilderte Eigenthümlichkeit des Limulusauges ist das Sehfeld nicht nur bis zu jener Grösse erweitert, die es hätte, wenn die Kegel alle ihre Richtung beibehielten und die Corneaoberfläche in Folge stärkerer Krümmung überall auf den Kegelaxen senkrecht stünde, sondern die Erweiterung des Sehfeldes geht nicht unbedeutend über dieses Mass hinaus: in der That eine schöne physikalische Lösung des Problemes, ein durch seine Form vor Insulten geschütztes Auge mit grossem Sehfeld herzustellen.

Wir können uns über den Grad dieser Erweiterung des Sehfeldes auch ein Maass bilden. Der Kreisbogen, den die Cornea auf ihrem längsten (horizontalen) Meridian zeigt, beträgt circa 90 Grad. Ich bestimmte an einem Schnitte den Winkel, den die Axe des Kegels mit dem auf dessen Corneafläche errichteten Einfallsloth bildet. Er betrug, obwohl der Kegel noch keiner von den äussersten war, 40 Grad. Ferner ermittelte ich den Brechungsindex eines Stückchens aus den vordersten Schichten des Auges mit Hilfe des Mikrorefractometers und fand ihn

$$n < 1{\cdot}5381$$
$$n > 1{\cdot}5327$$

Wir können den Brechungsindex also $= 1{\cdot}535$ annehmen. Daraus der Einfallswinkel eines Strahles berechnet, der nach dem Eintritt in die Cornea in der Axe des Kegels verlaufen soll, ergibt 79 bis 80 Grad. Das heisst also, das Sehfeld ist nach beiden Seiten und ähnlich nach unten (denn oben steht eine Lamelle des Körperschildes vor) um circa 80 Grad erweitert, umfasst also in der Horizontalebene $2.80 + 90 = 250$ Winkelgrade. Diese Erweiterung scheint fast überflüssig gross, wird aber sogleich verständlich, wenn man bedenkt, dass sie bedeutend reducirt wird, sobald das Thier ins Wasser geht.

Ich habe diese Eigenthümlichkeit im Bau des Auges, wie ich später zu besprechen haben werde, noch bei anderen Thieren gefunden. Es würde sich lohnen, derselben bei den verschiedenen Thierclassen nachzugehen und das biologische Verhalten der betreffenden Species zu beachten.

Wirkung des Kegelmantels. Auch eine andere optische Einrichtung des Limulusauges und ihre Bedeutung kann ich nicht unerörtert lassen. Oben habe ich erwähnt, dass man, wie schon Grenacher beschrieb, in den Kegeln durch eigenthümliche Lichtbrechung zwei Theile unterscheiden kann, den kegelförmigen Kern und den umgebenden Mantel (Taf. III. Fig. 20 zeigt diese Zweitheilung nur unvollkommen, doch ist sie in Holzschnitt Fig. 10 angedeutet). Untersucht man die Lichtbrechung dieser Theile mit dem Mikrorefractometer genauer, so überzeugt man sich, dass der Kern, den Bau eines Linsencylinders aufweisend, in seinen äusseren Schichten den geringsten Brechungsindex hat, und dass der Mantel von höherem Brechungsindex ist, die nicht scharfe Trennungsfläche zwischen beiden also einen raschen Uebergang von schwach zu stark brechenden Schichten darstellt. Ja ich habe Kegel vor mir gehabt, bei welchem ich nicht im Zweifel bleiben konnte, dass der Mantel selbst wieder aus Schichten verschiedenen Brechungsvermögens bestehe, dass aber hier der Brechungsindex von innen nach aussen zunehme. Doch ist das optische Verhalten verschiedener Kegel nicht ganz gleich, auch sind die Deutungen der Schattirungen, welche man mit dem Mikrorefractometer sieht, für den Fall, dass zwei Linsencylinder verschiedener Art ineinander stecken, so schwierig, dass ich es aufgeben musste, über den optischen Bau auch in dieser Beziehung ins Klare zu kommen. Darüber aber kann kein Zweifel sein, dass der Kern des Kegels ein Linsencylinder der oben geschilderten Art ist, und dass seine schwach brechende äussere Lage an stärker brechende Schichten stösst, welche die inneren Schichten des Mantels bilden. (Ich will hier erwähnen, dass ich auch bei Schmetterlingen ähnliche Complicationen im Bau des Krystallkegels und seiner Hüllen gefunden habe. Taf. V, Fig. 57, 2 und 3, zeigen den optischen Effect eines solchen, wenn man ihn unter dem Mikrorefractometer betrachtet.)

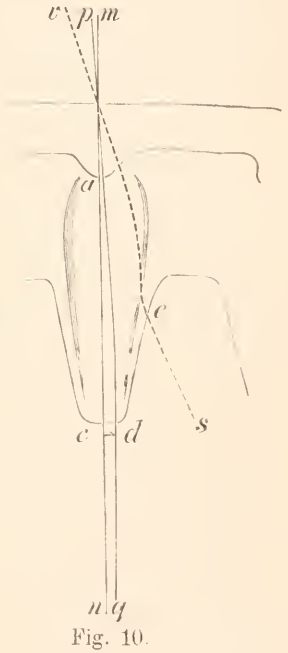


Fig. 10.

Das Mikrorefractometer lehrt auch, dass die warzenartige Vorwölbung, welche die äussere Lage der ganzen Hornmasse, jedem Kegel entsprechend, zeigt (Fig. 10 bei *a*), als Sammellinse wirkt, d. h. dass die nach hinten anstossende Schichte von geringerem Brechungsindex ist, als die Warze selbst.

Was bedeutet nun die optische — nicht anatomische — Trennung von Kegelkern und Kegelmantel? Ich glaube, die Deutung ist eine einfache und lässt sich durch Fig. 10 versinnlichen. *m n* ist ein Axenstrahl, *p q* zeigt den schon oft besprochenen Verlauf eines Hauptstrahles, der von einem in der Nähe des Axenstrahles liegenden Punkte ausgegangen ist; *c d* ist das Bild des Objectes. Ein Strahl *v s*, der, von einem seitlicher gelegenen Punkt ausgehend, das Facettenglied trifft, wird durch die Wirkung der gekrümmten Fläche bei *a* und des Linsencylinders nicht mehr so stark aus seiner Richtung abgelenkt, dass er die Spitzenfläche erreicht. Er gelangt vielmehr durch die Randschichte des Kegelkernes in die daranstossende, stark brechende Schichte des Mantels, verändert so, da er bei diesem Uebertritt zum Einfallsloth gebrochen wird, seine Richtung im Sinne einer Divergenz von der Axe und gelangt in das anliegende Pigment, wo er absorbirt wird.

Durch diese Einrichtung ist zweierlei erreicht.

1. Der Einfallswinkel, unter welchem ein so abgelenkter Strahl die Grenze zwischen der Hornmasse und den Weichtheilen (bei *e*) trifft, ist nennenswerth verkleinert, und dadurch die Gefahr, dass dieser an derselben eine totale Reflexion erfährt, herabgesetzt, thatsächlich offenbar ganz vermieden. Als Gefahr muss dies in Bezug auf die Schärfe und die Begrenzung des Bildes *c d* bezeichnet werden, denn die total reflectirten Strahlen würden wenigstens zu einem beträchtlichen Theil die Spitzenfläche passiren und als fremdes, von entlegenen Stellen kommendes Licht das Bild stören.

Man wird nun freilich fragen, warum gerade der Limulus eine solche Einrichtung zur Vermeidung der totalen Reflexion hat, warum man die Einschachtelung eines Kegels in einen anderen, stärker brechenden nicht auch anderweitig findet. Es scheint mir nicht sicher, dass diese selbe Bildung nicht ziemlich allgemein in den zusammengesetzten Augen vorhanden ist; bei manchen ist sie, wie erwähnt, sicher vorhanden. Thatsache aber ist, dass ich bei keinem Auge optische Erscheinungen gefunden habe, die mit Bestimmtheit auf das Stattfinden einer totalen Reflexion hätten schliessen lassen, ja gewöhnlich war das optische Verhalten so, dass totale Reflexionen an der Mantelfläche des Kegels geradezu ausgeschlossen erschienen, wenigstens solche Reflexionen, die das Bild in der angedeuteten Weise stören würden. Und gerade solche müsste man erwarten, gerade diese sind es, welche man im reichsten Masse beobachtet, wenn man die Form eines Krystallkegels aus Glas nachahmt und seine Axe nach einer Lichtquelle richtet. Nun ist das Glas freilich nicht vom optischen Bau eines Linsencylinders, aber trotzdem müsste man auch beim Krystallkegel im Allgemeinen totale Reflexionen erwarten. Deshalb zeigte ich, wie sie bei Limulus vermieden sind, und werde in Folgendem Augen zu besprechen haben, bei denen ich eine weitere Ursache des Ausfalles totaler Reflexionen angeben zu können glaube. Bei allen Augen kann ich das freilich nicht. Es ist auch bei der Mannigfaltigkeit der Formen nicht zu erwarten, dass

man bald über derartige Details in der Wirkungsweise jedes Auges unterrichtet sein wird.

2. Eine andere Wirkung dieser optischen Einrichtung besteht darin, dass zwischen Strahlen, welche vermöge ihrer Einfallsrichtung die stark brechende Mantelschichte nicht erreichen, sondern durch die Spitzenfläche austreten, und jenen, welche die Mantelschichte durchsetzt haben, keine Mittelstufen vorhanden sind. Die ersteren werden in ihrem ganzen Verlaufe der Kegelaxe zugelenkt, die letzteren schlagen früher oder später, wegen der Formation des ganzen Facettengliedes, aber niemals erst in der nächsten Nähe der Spitzenfläche, eine ganz andere Richtung ein. Es treten also unter den entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen überall an der Mantelfläche des Kegels die schädlichen Strahlen aus, nur nicht in nächster Nähe der Spitzenfläche. Bedenkt man, dass die Retinula gleich hinter den Spitzenflächen liegt, so erscheint es, obwohl schützendes Pigment vorhanden ist, zweckmässig, diese Strahlen, die ihrer Richtung nach etwa die Retinula des Nachbarkegels treffen könnten, zu beseitigen.

Das geschilderte Verhalten führt zu sehr schönen und auffallenden Bildern. Wenn man das abgepinselte Limulusauge als Ganzes unter dem Mikroskope betrachtet, die Spitzenflächen nach oben gewendet, so sieht man bei entsprechender Beleuchtung (durch das Fenster) die Spitzenflächen, welche horizontal liegen, hell, ihre Umgebung dunkel, wie ich das schon geschildert habe. Bei anderen Kegeln aber, welche einen gewissen Grad der Neigung haben, sieht man auch noch die Spitzenfläche hell, ebenso den grössten Theil der Mantelfläche, nur der hinterste, an die Spitzenfläche grenzende Gürtel derselben ist vollkommen dunkel, so dunkel, dass man glauben kann, es hänge ihm noch Pigment an, und sich durch eine weitere Neigung des Kegels überzeugen muss, dass dem nicht so ist, umsomehr, als gerade hier das Pigment sehr fest zu haften pflegt. Dieser dunkle Gürtel also ist der Ausdruck der besprochenen optischen Einrichtung.

Das Zusammenwirken der Kegel und die Netzhaut. Nach diesen Auseinandersetzungen über die optische Wirkung der einzelnen Krystallkegel ist es nun möglich, von ihrem Zusammenwirken zu handeln, von der Art des durch sie entworfenen Netzhautbildes. Dazu ist vor Allem nöthig, die Lage und Ausdehnung der Retinula ins Auge zu fassen.

An die Spitzenfläche setzen sich, den Kegel gleichsam fortsetzend, unpigmentirte Zellen an (Taf. III, Fig. 20). Grenacher lässt die Frage offen, ob diese Zellen schon der Retinula angehören und Fortsetzungen der darunter liegenden unzweifelhaften Retinulazellen sind. Dieses pigmentlose Zellenbündel wird nach hinten schmäler und räumt den Stäbchenbildungen den Platz; diese, identisch mit Grenacher's Rhabdom, bilden am Querschnitt einen vielstrahligen, zierlichen Stern von sehr geringer Grösse (Taf. III, Fig. 21). Die ganze pigmentlose Masse ist kegelförmig,

die Spitze des Kegels, das Rhabdom enthaltend, ist eingehüllt in dichtes Pigment, das von der Mantelfläche des Chitinkegels sich fast continuirlich bis herab fortsetzt. Ein Theil dieses Pigmentes ist nach der Auffassung von Grenacher in den Retinulazellen selbst enthalten, deren axiale Flächen eben das Rhabdom bilden. In diese Zellen sah Grenacher die Nervenfasern direct übergehen.

Unsere Vorstellung von dem zur Perception kommenden Netzhautbild wird nun in erster Linie davon abhängen, wo wir in der unpigmentirten Strecke hinter dem Kegel die empfindende Schichte annehmen wollen, gleich hinter der Spitzenfläche, oder erst da, wo die Stäbchenbildung liegt, ferner davon, ob wir die Retinula als ein einheitliches Ganzes, das nur ein Localzeichen liefert, ansehen wollen, oder als Netzhaut im Sinne der Wirbelthierretina. Letzteres halte ich für falsch, werde aber diese Frage später noch besprechen. Zunächst wollen wir die Retinula als Seheinheit auffassen.

Sind schon die pigmentlosen Zellen lichtempfindlich, welche sich an die Spitzenfläche ansetzen, so werden dieselben getroffen von allen Strahlen, die von einem auf der optischen Axe des Kegels gelegenen Punkt ausgehen und die Corneafläche in jener Ausdehnung treffen, welche einem Facettenglied entspricht. Sie bilden zusammen einen Lichtkegel von der Basis einer Corneafacette, deren Spitze in dem Objectpunkt liegt. Wäre keine das Licht sammelnde Einrichtung vorhanden, so würde nur eine viel kleinere Zahl der von jenem Punkte ausgehenden Strahlen die Retinula erreichen, nämlich ein Lichtkegel, dessen Basis von der Retinula gebildet wird. Ferner erreichen sie gleich grosse Lichtkegel, welche von allen Punkten ausgehen, die mit dem ersten einen Sehwinkel von nicht mehr als 4 Graden bilden, also bei gegebener Entfernung in einem Umkreis von bestimmtem Radius um jenen Axenpunkt angeordnet sind. Die Hauptstrahlen dieser Lichtkegel sind nach dem Austritt aus der Spitzenfläche parallel der Kegelaxe gerichtet oder convergiren nach derselben. Würde keine lichtsammelnde Einrichtung getroffen sein, so wäre natürlich wieder die Basis der Lichtkegel kleiner, und wären als sammelnde Vorrichtung eine oder mehrere kugelige centrirte brechende Flächen verwendet, so würden die Hauptstrahlen divergiren und somit unter den sämmtlichen in Betracht kommenden Strahlen ceteris paribus viel grössere Verschiedenheiten in der Richtung vorhanden sein. Sollte die Grösse der Nervenerregung mit davon abhängen, wie gross die Strecke der empfindenden Zellen ist, welche vom Lichte durchlaufen wird, oder wäre die empfindliche Schichte nicht hart an der Spitzenfläche, sondern weiter hinten gelegen, so leuchtet ein, um wie viel der Linsencylinder den kugeligen Flächen überlegen ist.

Es ist nun viel wahrscheinlicher, dass die Lichtempfindung erst da stattfindet, wo die Stäbchenbildungen sind. Hat doch Grenacher gezeigt, dass diese das constanteste Element im Auge sämmtlicher Thiere

sind, und wissen wir, dass die Schichte der Stäbchen und Zapfen des Menschenauges am nächsten mit der empfindenden Schichte zusammenfällt. Ist also das Rhabdom Vermittler der Lichtempfindung, dann ist eine parallele Richtung der Hauptstrahlen von auffallendem Nutzen. Man sieht dann aber weiter, dass nicht alle Punkte, welche dem Elementarsehfeld (um mit Notthaft zu sprechen) eines Facettengliedes angehören, gleich viel Licht dem Rhabdom zuwenden. Je weiter peripher, desto weniger Licht gelangt von jedem der Punkte zur Perception, da ein Theil des ihm zugehörigen Zerstreuungskreises für die Perception verloren geht. Anders ist es, wenn, wie ich ausgeführt habe, die Hauptstrahlen hinter der Spitzenfläche convergiren. Hier liegt der Nutzen der Verwendung des Linsencylinders bei den obwaltenden Dimensionen der brechenden Medien noch mehr zu Tage. Es werden dann eben alle Haupstrahlen und damit auch zum grossen Theile die Strahlen der zugehörigen Zerstreuungskreise dem Rhabdom zugeleitet. Immer noch wird aber der Axenpunkt das Maximum der Erregung erzeugen, es müsste denn die empfindliche Schichte unendlich dünn sein und gerade da liegen, wo sich die Zerstreuungskreise aller Punkte des Elementarsehfeldes decken, oder es müsste bei dickerer empfindlicher Schichte die Ebene dieses Zusammenfallens gerade in der Mitte der Dicke gelegen sein. Selbst dann würde eine Gleichwerthigkeit aller Punkte des Elementarsehfeldes bei den obwaltenden anatomischen Verhältnissen noch nicht im strengsten Sinne vorhanden sein, weil ja das Rhabdom in einem engen Canal von Pigmentmasse eingebettet liegt.

Ich muss hier in Bezug auf die Functionsweise des Rhabdoms an das erinnern, was zuerst E. Brücke für deren Analoga in der Wirbelthiernetzhaut, den Stäbchen, hervorgehoben hat. Wegen des starken Lichtbrechungsvermögens, im Vergleiche zur Umgebung nämlich, ist ein Lichtstrahl, der einmal unter spitzem Winkel ins Rhabdom eingedrungen ist, darin gleichsam gefangen, er wird durch totale Reflexion bis ans Ende geleitet, am Ende kann er wenigstens zum Theil reflectirt und wieder in derselben Weise zurückgeleitet werden. Wie immer die Nervenerregung durch die Lichtwirkung zu Stande kommt, dieses Eintreten der Strahlen in die Stäbchenbildungen, die sich ja auch an den Zapfen der Säugethiernetzhaut finden, scheint von wesentlicher Bedeutung. Und eine Construction des Auges, bei welcher der Eintritt des Lichtes in das Rhabdom, wenn auch nur an einem Ende, ermöglicht ist, genügt, es kann dann, wie das beim Limulusauge der Fall ist, der grösste Theil der Stäbchen in Pigment eingegraben sein oder nicht.

Aus alldem geht hervor, dass wir uns das percepirte Netzhautbild des Limulus aufrecht vorzustellen haben und von einer Schärfe, deren untere Grenze dadurch gegeben ist, dass ein Gitter, dessen Stäbe circa 13 Centimeter voneinander abstehen und ebenso dick sind, in einer Entfernung von 1 Meter noch als Gitter erkannt wird, wobei aber die Grenzen

der Stäbe nicht mehr scharf erscheinen. Die Helligkeit des Netzhautbildes, verglichen mit der des Objectes — wir wollen dieses Verhältniss die „relative Helligkeit des Netzhautbildes" nennen — ist insofern recht gross, als jedes Retinaelement mehr Licht bekommt, als bei den meisten anderen Arthropoden. Dafür ist allerdings die Anzahl der Netzhautelemente, auf die Flächeneinheit bezogen, sehr gering. Auch die „relative Grösse" des Netzhautbildes ist entsprechend den Dimensionen des Auges sehr bedeutend. Mit Rücksicht auf den Krümmungshalbmesser der Cornea von 7·4 Millimeter und der Entfernung der empfindlichen Schichte der Retinula von der vorderen Corneafläche = 0·92 Millimeter (nach Angaben und Zeichnungen von Grenacher als Näherungswerth angenommen) lässt sich die Länge des Netzhautbildes eines in 1 Meter Entfernung befindlichen, 1 Meter langen Objectes mit 6·5 Millimeter angeben. Das Netzhautbild desselben Gegenstandes und bei gleicher Entfernung würde im menschlichen Auge 15 Millimeter gross sein. Die Ausdehnung des Netzhautbildes, beziehungsweise des Sehfeldes, ist nennenswerth grösser als der Wölbung des Auges entspricht, und wird, wie wir sahen, in der Horizontalen circa 250 Winkelgrade umfassen, wenn das Thier in der Luft ist.

Kann man das Netzhautbild sehen? Nach der dargelegten Theorie desselben muss das, wenigstens in unvollkommener Weise, der Fall sein. Und so zeigt es auch der Versuch. Wenn man ein abgepinseltes Auge oberflächlich mit wenig Glycerin befeuchtet, um die, wenigstens an meinen Augen immer vorhandenen, durch Lädirungen entstandenen Rauhigkeiten der Corneaoberfläche auszugleichen (ich tauchte die Augen zu diesem Zwecke in Alkohol, dem etwas Glycerin zugesetzt war), und richtet dasselbe gegen das Fenster, so sieht man zunächst kein deutliches Bild desselben, wenn man es von hinten betrachtet. Nimmt man nun die Lupe zu Hilfe, so erkennt man, dass eine grössere Gruppe von Spitzenflächen hell leuchtet, während die nächste Umgebung einer jeden dunkel ist. Es sind das die Spitzenflächen jener Kegel, deren Axen nach dem Fenster gerichtet sind. Der helle Fleck, welchen diese leuchtenden Spitzenflächen in ihrer Gesammtheit bilden, ist das aufrechte Netzhautbild, es wandert bei Drehung des Auges im Sinne eines solchen; ein Gegenstand, der zwischen Auge und Fenster bewegt wird, lässt die Spitzenflächen der Reihe nach dunkel werden, wie es dem aufrechten Bilde entspricht.

Unvollkommen ist dieses Bild, weil einerseits die ganze Spitzenfläche hell gesehen wird, nicht, wie es der Function des Auges entspräche, nur jene viel kleinere Fläche, die dem Querschnitt des Rhabdoms angehört; andererseits, weil die Umgebung des geschilderten Fensterbildes nicht dunkel erscheint. Es treten nämlich, wie oben besprochen, die Lichtstrahlen, welche unter einem ziemlich grossen Winkel mit der optischen Axe in den Kegel gelangen, aus dessen Mantelfläche wieder aus. Unter normalen Verhältnissen werden sie bei ihrem Austritte vom Pigment absorbirt, am abgepinselten Auge aber und bei der eben geschilderten Betrachtungsweise

desselben erhellen sie die ganze Umgebung des eigentlichen Netzhautbildes, mit Ausnahme einer engen Zone um dasselbe, die sich auch aus dem oben Mitgetheilten erklärt. Ignorirt man, indem man den Augenhintergrund mit der Lupe betrachtet, alles Licht, das in Form von Lichtstreifen aus den Mantelflächen der Kegel tritt, als physiologisch bedeutungslos, so wird man das Netzhautbild und seine Bewegungen mit Bequemlichkeit beobachten und studiren können. Ich habe mit ziemlich gutem Erfolg versucht, das abgepinselte Pigment durch einen schwarzen Alkohollack zu ersetzen, der sich durch Capillarität in die Vertiefungen zwischen die Kegel hineinsaugte, die Spitzenflächen aber frei liess. Die Augenfälligkeit des Netzhautbildes nahm dadurch bedeutend zu.

Ich werde im Folgenden davon zu sprechen haben, dass bei Insecten Verschiebungen des Pigmentes in Folge von Lichteinwirkungen auftreten, so dass dessen Anordnung eine verschiedene ist, wenn sich das Thier einerseits im Hellen, andererseits, wenn es sich im Dunkeln befindet. Es ist nicht unmöglich, dass dieses auch bei Limulus der Fall ist, doch habe ich keine Versuche oder Beobachtungen hierüber angestellt, kann also nur Vermuthungen aussprechen. Es könnte nämlich geschehen, dass die Pigmenthülle, welche die Retinula umgibt, mit der Beleuchtung ihre Weite ändert, oder auch, dass ihre Entfernung von der Spitzenfläche variirt, indem der unpigmentirte Kegel, der sich an die Spitzenfläche anschliesst, an Basis und Höhe oder an einem von beiden abnimmt. Die Verengerung der Pigmenthülle entspräche der Lichtstellung, Erweiterung der Pigmenthülle würde die relative Helligkeit des Netzhautbildes erhöhen, allerdings wahrscheinlich auf Kosten seiner Schärfe.

Das Auge von Limulus im Vergleiche mit jenem der Tribolitenkrebse.

Unter allen Augen lebender Insecten und Krebse, die ich untersuchte, oder die ich auf anderem Wege kennen lernte, ist keines der Grüel-Gottsche'schen Hypothese günstiger, als das von Limulus. Freilich wäre auch dieses nur eine sehr schwache Stütze für dieselbe. Aber wenn man annehmen wollte, dass die an die Spitzenfläche angesetzten durchsichtigen Zellen Retinaelemente sind, wenn man die geringe Anzahl der Nervenfasern, die Grenacher mit den Retinulazellen in Verbindung treten sah, für ausreichend zur Aufnahme eines verkehrten Netzhautbildes der Aussenwelt in jedem Facettengliede halten will, wenn man von der Nutzlosigkeit, ja dem Schaden absehen wollte, den die Verwendung des Linsencylinders statt der kugeligen brechenden Medien mit sich brächte, ebenso von den gerechten anderweitigen Bedenken, die so vielfach gegen jene Theorie erhoben worden sind, dann könnte man das verkehrte Bildchen, das in

oder hinter der Spitzenfläche entsteht, so unvollkommen es ist, als Netzhautbild, jene Zellen als Retina auffassen und sagen, der Limulus sehe mit zahlreichen Augen, deren jedes nach dem Typus des Wirbelthierauges fungirt. Ich glaube selbst, dass Max Schultze gefrohlockt hätte, wenn er das verkehrte Netzhautbild und die verhältnissmässig zahlreichen Retinaelemente (Grenacher schätzt sie auf 14 bis 16) gesehen haben würde.

Ich bin über die Functionsweise anderer Meinung, obwohl ich die Annäherung an den Typus des Wirbelthierauges eben hervorgehoben habe und in der Lage bin, noch ein Bindeglied zwischen diesem und dem Limulusauge einzuschalten.

Bekanntlich ist die Stellung des Limulus im zoologischen System unsicher; früher rückte man ihn nahe an die fossilen Trilobiten, in neuerer Zeit sind Stimmen laut geworden, welche sich gegen diese Verwandtschaft wehren. Herr Professor Eduard Suess hatte die Güte, mir ein Paar Trilobiten zu überlassen, deren mit freiem Auge bequem sichtbare grosse facettirte Augen mein lebhaftes Interesse erweckten. Ich glaubte in diesen längst ausgestorbenen Verwandten des Limulus dessen Auge nur in noch viel grösserem Massstabe wiederzufinden.

Ich fertigte nach der Methode der Mineralogen, deren Erlernung ich der freundlichen Unterweisung des Custos und Leiters der mineralogisch-petrographischen Abtheilung des k. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien, des Herrn Dr. A. Březina, verdanke, Dünnschliffe aus den Augen an, theils senkrecht, theils tangential zur Oberfläche. Das mikroskopische Bild der Tangentialschliffe (Taf. II, Fig. 18) zeigte schon ein von Limulus sehr abweichendes Verhalten, indem hier in regelmässigen Abständen und durch Scheidewände voneinander getrennt, kreisrunde Felder zu sehen waren. Diese hätten noch den Querschnitten von eigenthümlichen Kegeln entsprechen können, umsomehr, als sie in ihrer Stellung dieselbe Regelmässigkeit zeigten, wie sonst die Facettenglieder. Die Scheidewände waren freilich kaum als in einer zusammenhängenden Chitinmasse eingelagert zu betrachten. Die senkrecht auf die Oberfläche geführten Schliffe aber liessen nichts von Kegeln erkennen, sondern wiesen sehr schöne und regelrechte Linsen auf, wie wir sie als Chitinbildungen bei den einfachen Augen der Insecten zu sehen gewohnt sind. Ein Paar solcher ist in Fig. 19 der Taf. II von Phakops fecundus abgebildet. Leider konnte ich von den tieferliegenden Theilen des Auges an den Versteinerungen nichts mehr erkennen. Doch was ich sah, zeigte, dass hier, ob ausschliesslich oder nur theilweise muss dahingestellt bleiben, das optische Princip der Linse verwendet war, und das Aufhören des zwischen je zwei Linsen eingeschobenen Septums in einer geringen Tiefe liess vermuthen, dass hier auch bald die Grenze des ganzen Auges, die Netzhaut also nahe der Linse, lag. Mit einem Worte, wir haben das Bild eines einfachen Auges vor uns, und ein solches sieht unzweifelhaft mit verkehrtem Netzhautbild.

Bekanntlich kommen bei Spinnen paarweise gestellte einfache Augen vor; bei den Trilobiten sind es nicht zwei, sondern viele, die in einer Gruppe beisammen stehen, miteinander ein Gesammtauge bilden, das als solches eine recht geringe Krümmung hat, geringer als die des Limulusauges. Diese Thiere haben also, wenn man nach diesen dürftigen Befunden urtheilen will, wirklich so gesehen, wie die Theorie von Gottsche, Grüel und deren Nachfolgern verlangte: viele aggregirte Augen, deren jedes ein kleines verkehrtes Bildchen entwarf, wirkten zusammen als Sehorgan, und wenn man nur die Strahlen in Betracht zöge, welche jedes Netzhautcentrum treffen, so entstünde ein grosses aufrechtes Bild in jedem Gesammtauge. Schon der grobe Unterschied im Bau dieser Augen und jener von Limulus weist auf die Veränderung in der Functionsweise, das Verkümmern der kleinen verkehrten, die Vervollkommnung des grossen aufrechten Bildes hin.

B. Das Superpositionsbild von Lampyris.

Nachdem ich im Vorstehenden an einem Beispiele den optischen Bau einer Augenform besprochen habe, gehe ich zu einem zweiten Beispiele über, das uns einen zweiten Typus des zusammengesetzten Auges verstehen lehren soll. Das aufrechte Netzhautbild des Limulusauges entstand dadurch, dass die je einem Facettengliede angehörigen Lichtmassen nebeneinander die Ebene der Netzhaut treffen. Ich suchte dies durch den Namen Appositionsbild anzudeuten. Bei dem jetzt zu besprechenden Auge fallen die den einzelnen Facettengliedern zugehörigen Lichtmassen in der Ebene der Netzhaut zu einem grossen Theile übereinander. Ich nenne diese Art des Netzhautbildes deshalb das Superpositionsbild. Bei der Klarlegung desselben halte ich mich aus naheliegenden Gründen wieder zunächst an das Auge eines Thieres als Beispiel für diesen Typus. Es ist das Auge unseres Leuchtkäferchens (*Lampyris splendidula*), das sich, wie jenes von Limulus, zum Studium dadurch eignet, dass der ganze dioptrische Apparat ein Stück bildet. Ich benützte nur die Augen der fliegenden Männchen, da jene der flügellosen Weibchen gar zu rudimentär sind.

1. Beobachtungen am frischen Lampyrisauge.

Ich kappe mit einer gut schneidenden Staarnadel den grössten Theil des Auges, welches nahezu eine Halbkugel darstellt, ab, bringe ihn in ein Schälchen und pinsele die concave Seite so gut als möglich ab, indem ich das Auge mit einer Nadel oder einer feinen Pincette festhalte. Im frischen Zustande geht das Pigment leicht weg; an Spirituspräparaten hat man dabei schon mit einigen Schwierigkeiten zu kämpfen. Nun bringe ich auf ein Deckgläschen oder auf eine dünne Glimmerlamelle einen Tropfen des verdünnten Glycerins, dessen Brechungsindex

$$n = 1{\cdot}346$$

ist. Das ist, wie erwähnt, der Brechungsindex des Käferblutes, den ich bei Hydrophilus piceus bestimmt hatte. Bei diesem Thiere ist es, wenn man ihm den Kopf abschneidet, leicht, genug Blut zu gewinnen, um den Brechungsindex desselben mit Hilfe des Abbe'schen Refractometers zu ermitteln. Ich wähle diese Flüssigkeit, um Verhältnisse herzustellen, welche dem normalen Zustande, in dem die Krystallkegel mit Gewebsflüssigkeit benetzt sind, so nahe als möglich kommen. Aus demselben Grunde bringe ich nun in diesem Tropfen das abgekappte Auge in eine Lage, dass es mit der Concavität dem Tropfen aufliegt, die Convexität aber unbenetzt an Luft stösst. Es geht dies leicht, weil die frische Corneafläche eine Schwerbenetzbarkeit aufweist, fast als wäre sie eingefettet, sich also das Auge fast von selbst in die gewünschte Lage begibt. Ich ziehe Glimmer den gewöhnlichen Deckgläschen vor, weil sich der Tropfen auf diesem besser ausbreitet.

Nun lege ich den Glimmer oder das Deckgläschen in der gewöhnlichen Weise mit dem Präparate nach unten auf einen Objectträger, der eine Oeffnung von circa 1 Centimeter Durchmesser hat, natürlich so, dass das Auge in die Oeffnung fällt, und bringe das Ganze unter das Mikroskop. Es sind also jetzt, wie beim normalen Sehen der Thiere, die vordere Hornhautfläche mit Luft, die Krystallkegel mit einer Flüssigkeit von $n = 1{\cdot}346$ in Berührung. Am bequemsten bei schwacher Vergrösserung von 60 bis 100 sieht man nun bei hoher Einstellung ein aufrechtes Luftbild (abgesehen von der Umkehrung durch das Mikroskop und der Wirkung des Mikroskopspiegels) der äusseren Gegenstände. Ein solches ist mikrophotographisch aufgenommen und durch Lichtdruck (selbstverständlich ohne jede Retouche) vervielfältigt, diesen Zeilen als Titelbild beigegeben. Das Auge befand sich einem Bogenfenster gegenüber, durch welches eine Kirche sichtbar war; auf eine der Fensterscheiben hatte ich ein aus schwarzem Papier geschnittenes *R* geklebt. Es erscheint im Bilde in Spiegelschrift, wegen der Vervielfältigung durch Druck.

Um sich vor Täuschungen durch die Wirkung des Hohlspiegels oder anderer Reflexionen und Brechungen zu schützen, kann man den Planspiegel anwenden, das abzubildende Object, z. B. eine Staarnadel, zwischen Spiegel und Präparat bringen; kann den Spiegel durch Papier ersetzen; das Mikroskop umlegen, unter Beseitigung des Spiegels gegen das Fenster richten und ein Object vor dem Präparat auf und ab bewegen; man kann unter diesen Umständen das Bild auch mit dem einfachen Mikroskop oder der Brücke'schen Lupe als aufrechtes erkennen, ja ich zweifle nicht, dass es ein sehr kurzsichtiges Auge auch ohne optische Hilfsmittel sehen wird. Ich führe das an, weil wohl Jedermann, wenn er das Bild das erstemal sieht, so wie es auch mir geschehen ist, denkt, es möge doch noch irgendwie durch doppelte Reflexion von den Mikroskoplinsen her u. dgl. ein dem Präparate selbst fremdes Bild dahin gelangen. Das Weitere wird übrigens diese Bedenken vollständig beseitigen.

Ich benützte zum Theil auch hohl geschliffene Objectträger, gab dieses aber später auf, erstens weil deren Schliff, als Concavlinse wirkend, eine Brechung einführte, die ich bei der genaueren Untersuchung der optischen Eigenschaften zu vermeiden hatte, aus welchem Grunde ich auch mit dem Planspiegel oder ohne Spiegel untersuchte, zweitens weil durch das verdampfende Wasser eine Bethauung der concaven Fläche des Objectträgers eintrat, welche das Bild bald trübte, oder ganz zum Verschwinden brachte.

Andererseits hat auch die Beobachtung in der freien Luft, wie ich sie eben beschrieb, den Nachtheil, dass sich der Brechungsindex der Flüssigkeit ändert, was bei den genaueren Prüfungen des optischen Verhaltens nicht zulässig ist. Man muss sich dann eben dadurch vor Irrthümern schützen, dass man häufig den Tropfen erneut. Uebrigens ist die Schönheit des Bildes nur in geringem Grade von dem genauen Einhalten jenes Brechungsindex abhängig. Es ist bei Benützung von Wasser merklich ebensogut; concentrirtes Glycerin allerdings darf man nicht nehmen.

Was die Schärfe des Bildchens betrifft, so übertraf dieselbe meine Erwartungen. Forel hat (l. c.) vermuthungsweise die Schärfe eines Netzhautbildes abgebildet, das eine Biene von einem kleinen Insecte bekommen mag, das an ihr vorbeifliegt. Ungefähr von dieser Schärfe hatte auch ich mir die Bildchen nach meinen früheren Untersuchungen gedacht. Sie sind aber beim Lampyrisauge schärfer, und es ist alle Ursache, anzunehmen, dass die Augen anderer Insecten noch vollkommener gebaut sind. Ich sah eine Staarnadel, zwischen Spiegel des Mikroskopes und das Präparat gehalten, in ihrer Gestalt sehr gut, erkannte den weissen Griff, den Reflex bei Drehung der Nadel. Ich sah — da ich diese Studien theilweise während der Sommerferien auf dem Lande machte — das verkleinerte Bild des Mikroskopspiegels, das als Rahmen für eine kleine Landschaft diente, in der ich die weissen gemauerten Pfeiler einer meinem Fenster gegenüberliegenden Scheune, deren rothes Ziegeldach und die braunen Bretterwände unterschied, und in der sich die einzelnen schwächlichen Zweige kleiner Zwetschkenbäume vom blauen Himmel abhoben. Ich komme auf die Schärfe des Bildes später nochmals zu sprechen.

Die Grösse des Bildes ist seiner etwas verwaschenen Grenzen wegen nicht mit Sicherheit zu messen. Die Länge desselben betrug in einem Falle circa 0·24 Millimeter, in welchem der Gegenstand 32 Centimeter lang und in einer Entfernung von 52 Centimetern war.

Ehe ich über die Lage des Bildchens in der Tiefe des Auges, also seine Entfernung von der vorderen Corneafläche spreche, wird es angezeigt sein, das Nothwendigste über die Anatomie dieses Auges mitzutheilen.

Ich habe in Taf. I, Fig. 1, einen meridionalen Schnitt durch ein Lampyrisauge mit Hilfe der Zeichenkammer abgebildet. Das Auge war in Celloidin eingebettet und mit Safranin gefärbt. Die Zeichnung zeigt denselben in 120facher Vergrösserung.

Die convexe vordere Corneafläche *(c)* trägt entsprechend je einem Krystallkegel eine gekrümmte Facette, deren Krümmungshalbmesser ich im Centrum grösser, an der Peripherie kleiner, 0·09 bis 0·02 Millimeter fand.

Rechnet man die Cornea bis dahin, wo die chitinartige Substanz zu den einzelnen Kegeln auseinanderweicht, so ist sie bei diesem Thiere von sehr geringer Dicke und macht sich am Schnitte des nicht abgepinselten Auges durch ihre Pigmentlosigkeit kenntlich. Die mit der Cornea verwachsenen Krystallkegel *(k)* sind dicht von Pigment *(J. P.)* umhüllt, mit Ausnahme ihres inneren Endes, das frei in die dahinter gelegene Zellenmasse hineinragt. Die Form der Kegel ist nur an abgepinselten Augen genauer zu erkennen. Ich habe einen solchen in Holzschnitt. Fig. 12, S. 44, seiner Gestalt nach, so getreu es mir möglich war, sammt der Corneafacette wiedergegeben. Nun folgt eine ziemlich breite Zone langgestreckter, kernhaltiger Zellen *(G)* in radiärer Anordnung, die wahrscheinlich mit ähnlichen Gebilden von Schmetterlingen identisch sind und deren Bedeutung später besprochen werden soll. Bei *R* beginnt die Retina, von der man freilich an Meridionalschnitten sehr wenig sieht. An Flächenschnitten erkennt man hier eine kernreiche Zelllage, deren Mosaïk gegen die retinale Pigmentschichte *(R. P.)* hin alsbald in jenes überaus zierliche Bild übergeht, das aus vergissmeinnichtartigen Figuren zusammengesetzt und noch in- und jenseits der retinalen Pigmentschichte, wenn auch in modificirter Form, zu erkennen ist. Inmitten jedes der blüthenförmigen Querschnitte sieht man eine ungefärbte Stelle, das Rhabdom Grenacher's. Noch weiter gegen den Krümmungsmittelpunkt des Auges gewahrt man die dünne Schichte, in welcher sich die Nervenzüge verlieren *(m. f.)*, die vom Ganglion opticum *(G. o.)* kommend, in dieselbe einstrahlen.

Was nun die Lage des Bildes anbelangt, so ist es sehr schwer, dieselbe genau zu messen. Es muss natürlich mit der Stellschraube geschehen und die Lage aus der Höhe eines Schraubenganges und den Winkelgraden der Schraubendrehung berechnet werden. Die Stellung, bei welcher das aufrechte Netzhautbild das Maximum der Deutlichkeit hat, ist ziemlich genau zu bestimmen, anders aber steht es mit dem zweiten, tiefer gelegenen Punkt. Man kann auch hier recht genau eine Stellung finden, bei welcher jedes Facettenglied als heller Kreis und die Räume zwischen den Facetten dunkel erscheinen, und zwar auch, wenn das Pigment abgepinselt worden ist. Es dringt eben zwischen den Facettengliedern in Folge von Brechungen kein Licht durch die durchsichtige Substanz, wie ich dies schon beim Limulusauge genauer erläutert habe. Auf welche Ebene aber hat man eingestellt, wenn das Facettenglied als scharf begrenzter heller Kreis erscheint? Bestimmt weiss ich es nicht, vielleicht auf die Basis der Krystallkegel, vielleicht auf die Basis der Facettenwölbung, vielleicht aber auch auf einen weiter hinten gelegenen Querschnitt durch den Krystallkegel.

Bei einer etwas höheren Einstellung konnte ich mich wiederholt mit Hilfe der noch anhaftenden Pigmentkörner so weit orientiren, dass ich

glaube, richtig auf die Spitze der Krystallkegel eingestellt zu haben. Die Entfernung zwischen der erstgenannten Einstellung und dem Netzhautbilde fand ich 0·23 Millimeter. Es würde demnach das Bild um die genannte Länge hinter dem dioptrischen Apparat liegen.

Würden wir dieses Bild in die Zeichnung Fig. 1, Taf. I, eintragen, so würde es demnach nicht unbeträchtlich hinter die Retina fallen. Es mag das darin seinen Grund haben, dass meine Zeichnung einem Meridionalschnitt vom seitlichen Theile des Auges angehört. Ich wählte diesen Theil, weil ich hier, ohne die Zeichnung zu gross machen zu müssen, den ganzen Schnitt abbilden konnte. Nun sieht man aber an durch das Centrum der Cornea gelegten Meridionalschnitten, dass gegen den Rand hin nicht nur, wie schon erwähnt, die Krümmung der Corneafacetten zunimmt, sondern auch, dass die Krystallkegel kürzer werden (ich mass z. B. 0·055 gegenüber 0·082 Millimeter im Centrum), der ganze dioptrische Apparat also stärker wird, das Bild näher liegt.

Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass noch ein anderer Umstand im Spiele ist. Jedermann weiss, um wie viel z. B. ein weisses Blutkörperchen, das wir im Blutgefässe eines durch Alkohol gehärteten Präparates finden, kleiner erscheint als ein frisches. Die Schrumpfung ist eine sehr bedeutende; eine Volumabnahme kann also wohl trotz der stützenden Chitingerüste auch durch die Präparirung des Auges bis zur Schnittfähigkeit stattgefunden haben, wenn sie auch nicht so hochgradig ist, wie bei einem weissen Blutkörperchen.

Ich führe diese Dinge hier an, weil es nahe gelegen wäre, aus der Lage des Bildchens einen Schluss auf die Lage der empfindlichen Schichte innerhalb der dicken Retina zu ziehen und diese auf solche Weise genauer zu bestimmen. Mag sein, dass es einmal gelingen wird.

Obwohl physiologisch ohne Bedeutung, will ich doch das in theoretischer Beziehung nicht belanglose optische Curiosum hier noch hervorheben, dass das in der geschilderten Weise zugerichtete Auge, von der verkehrten Seite betrachtet (d. h. die mit der Glycerinlösung bedeckte concave Seite ist dem Objecte, die an Luft grenzende convexe dem Mikroskope zugewendet), auch ein Bildchen zeigt. Es liegt merklich an derselben Stelle, wie das normale Netzhautbild, also vor dem optischen Apparate, hat dieselbe Grösse, ist aber verkehrt.

2. Veranschaulichung der Dioptrik des Lampyrisauges.

Zunächst will ich die Dioptrik des Lampyrisauges, wie ich sie in meinen Studien gefunden habe, darlegen, der Nachweis für die Richtigkeit dieser meiner Anschauung und der Weg, wie ich zu derselben gelangt bin, soll im nächsten Abschnitte mitgetheilt werden.

Würde die Müller'sche Theorie in ihrer ursprünglichen Form für das Lampyrisauge richtig sein, so müsste man bei Einstellung des Mikroskopes auf die Spitze der Krystallkegel das aufrechte Bild des Objectes

zu sehen bekommen. Nun ist das andeutungsweise allerdings der Fall, das Bild in seiner weit vollkommeneren Form liegt aber, wie wir sahen, beträchtlich hinter den Spitzen der Krystallkegel. Dieses liesse sich unter einigen Voraussetzungen noch mit der Theorie vereinigen.

Gänzlich unvereinbar mit dieser aber ist das Resultat folgenden Versuches. Ich wähle als abzubildenden Gegenstand zwei Lichtpunkte (z. B. zwei Kerzenflammen), und richte das horizontal gestellte Mikroskop, auf dessen Objecttisch sich das Lampyrisauge, in der oben angegebenen Weise zugerichtet, befindet, gegen den Mittelpunkt der Verbindungslinie der beiden

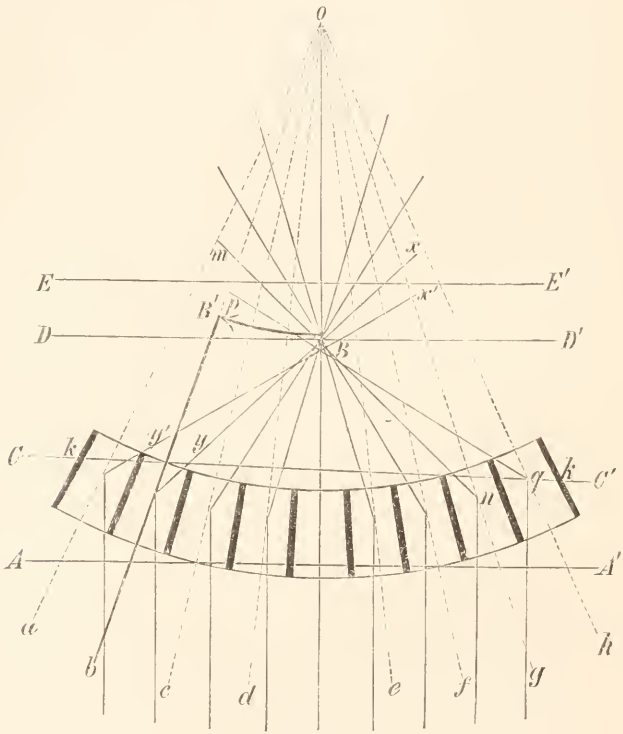


Fig. 11.

Kerzen. Es befindet sich kein brechendes oder reflectirendes Medium zwischen dem Objecte und der convexen Corneafläche. Stelle ich auf die Ebene des Netzhautbildes ein, so sehe ich natürlich zwei Lichtpunkte, die Bilder der Kerzenflammen. Nähere ich die Focalebene des Mikroskopes der Cornea, so gewahre ich die optischen Querschnitte der Strahlenbündel, welche bei ihrer Vereinigung die beiden Bildpunkte gaben. Und zwar gehört jedem Punkte eine Schaar von Strahlen an; jeder dieser Strahlen kommt aus einem Krystallkegel. Sind die beiden Kerzenflammen in der passenden Entfernung, so gewahrt man, dass aus der Mehrzahl der beleuchteten Krystallkegel je zwei Strahlen hervordringen, von denen der eine dem einen Bildpunkte, der andere dem anderen Bildpunkte zustrebt. Ein vom

rechten Objectpunkte in den Krystallkegel eindringender Strahl wird also nach dem rechten Bildpunkte abgelenkt, ein vom linken Objectpunkte eindringender Strahl wird in demselben Krystallkegel dem linken Bildpunkte zugelenkt. Mit anderen Worten: Ein unter einem Winkel gegen die Axe des Krystallkegels in denselben eindringender Strahl schliesst bei seinem Austritt wieder einen Winkel ein; eintretender, austretender Strahl und Axe liegen in einer Ebene; der austretende aber auf derselben Seite der Axe, wie der eintretende.

Hiernach sollte man glauben, es handle sich um eine Reflexion im Krystallkegel. Dieses trifft aber nicht zu, vielmehr beruht der geschilderte Effect auf Brechung. Ehe ich auf die Art dieser näher eingehe, will ich an der Hand der Abbildungen das Gesagte anschaulicher zu machen suchen.

Benützt man als Object einen Lichtpunkt, der in grosser Entfernung ist, so dass die von ihm ausgehenden Strahlen, wenn sie ans Auge gelangen, als parallel betrachtet werden können (was wegen der Kleinheit des Krümmungshalbmessers der Cornea schon für kurze Distanzen der Fall ist), so lässt sich der geschilderte optische Vorgang durch Holzschnitt Fig. 11 versinnlichen. Derselbe zeigt Auge und Strahlen in der Stellung, wie sie sich bei Untersuchung unter dem Mikroskope und horizontaler Stellung des Objecttisches befinden. *kk* stellen schematisch die einzelnen Facettenglieder dar, wie ich das „Einzelauge" der Autoren lieber nennen will, *oa* bis *oh* ihre Axen, die ausgezogenen senkrechten Linien die einfallenden Strahlen, welche in jedem Facettenglied in der geschilderten Weise abgelenkt werden und sich in *B* zu dem Bildpunkte vereinigen. *O* ist der Krümmungsmittelpunkt des Auges. Man sieht, dass ein ganz analoges Bild *(B')* von einem zweiten Objectpunkte entstehen muss, der z. B. in der Verlängerung von *Ob* liegt und an dem sich theilweise dieselben Krystallkegel betheiligen werden, die das Bild *B* entworfen haben. Man sieht zugleich auch, dass das Bild aufrecht ist, wovon seine Grösse abhängt u. s. f.

Stellt man das Mikroskop auf eine Ebene *(AA')* ein, die (im Sinne des Ganges der Lichtstrahlen) vor der Cornea liegt, dieselbe tangirt, oder vielleicht schon in die vorderen Antheile der Krystallkegel fällt (es ist das, wie oben hervorgehoben, nicht mit Sicherheit zu bestimmen), so bekommt man das in Fig. 2, Taf. I, wiedergegebene Bild zu sehen. Es ist dasselbe Bild, das ich schon in meiner ersten Abhandlung beschrieben habe,[1] und stellt die optischen Querschnitte der von dem leuchtenden Punkte ausgehenden Strahlen in der Focalebene des Mikroskopes dar. Selbstverständlich sind es nicht die einfallenden Strahlen selbst, sondern die Verlängerungen jener Strahlen *pq*, *mn* . . . . . (Fig. 11), welche, nachdem sie den Krystallkegel passirt haben, das Bild zusammensetzen.

[1] Doch verlegte ich damals die Ebene, in der man es sieht, etwas weiter nach rückwärts.

Bewegt man die Stellschraube auf und ab, so bleibt das Bild eine verhältnissmässig grosse Strecke wesentlich von der gleichen Art, nur erkennt man an der gegenseitigen Annäherung oder Entfernung der Lichtpunkte, dass man es in der That mit convergirenden Strahlen zu thun hat. Hat man zwei Lichtpunkte als Object verwendet, so ist jeder der Punkte doppelt. Die Fig. 2, Taf. I, zeigt weiterhin an den meisten der Punkte Andeutungen von Beugungserscheinungen, wie solche unter den obwaltenden Umständen zu erwarten sind.

Verschiebt man die Focalebene des Mikroskopes nach rückwärts (*C C'* Holzschnitt Fig. 11) bis in die Nähe der Spitzen der Krystallkegel, so geht das Bild der Fig. 2 allmählich in das der Fig. 3, Taf. I, über. Aus den hellen Punkten sind Kreise geworden, die meistens ein besonders helles Innere und einen oder zwei mehr oder weniger deutliche Höfe haben. Auch hier zeigen sich Interferenzerscheinungen, die in der Zeichnung nur angedeutet sind. Verwendet man bei dieser Einstellung zwei Lichtpunkte als Gegenstand, so tritt keine Verdoppelung der hellen Kreise ein.

Ich glaube, dass der helle Kern jedes dieser rundlichen Flecken den physiologisch wichtigen Strahlenantheil enthält, und dass die hellen Höfe durch das Licht gebildet sind, welches normalerweise im Pigment absorbirt wird, wenn es überhaupt in solcher Menge aus dem Krystallkegel herausdringt. Bei verschiedener Einstellung kann man nämlich bemerken, dass sich das Licht der Höfe nach allen Richtungen diffus zerstreut. Auch habe ich mich überzeugt, dass dieses falsche Licht an ganz frisch präparirten Augen in weit geringerem Masse vorhanden ist, so dass Fig. 3 der Fig. 2 sehr ähnlich wird, und nur die Lichtpunkte näher stehen.

Bei weiterer Verschiebung der Focalebene nach rückwärts trifft dieselbe die Strahlen zwischen dem dioptrischen Apparate und dem Bildpunkte. Dabei rücken die Kreise der Fig. 3 immer enger zusammen und bilden zierliche Interferenzfiguren. Wenn man jetzt wieder zwei Lichtpunkte als Gegenstand verwendet, so gewahrt man wieder die Verdoppelung an ihnen. Schliesslich nähert sich das Bild bis zur Einstellung *D D'* (Fig. 11) mehr und mehr dem Bildpunkte, der in Fig. 4, Taf. I, dargestellt ist. Auch an ihm sieht man, entsprechend der regelmässigen Sechseckstellung der Krystallkegel, noch Beugungserscheinungen, welche an die Streifung von Pleurosygma angulatum erinnern. Stellt man endlich auf eine hinter dem Bilde gelegene Ebene *E E'* (Fig. 11) ein, so geht der Bildpunkt in einen Zerstreuungskreis auseinander, Fig. 5, Taf. I, der die Interferenzfigur eines dreistrahligen Sternes, sowie andere Andeutungen von Diffractionsspectren erkennen lässt.

Ich muss bemerken, dass die Abbildungen Fig. 2 bis 5 alle von einem Auge stammen, dessen Meridian in Bezug auf die Sechseckstellung der Krystallkegel bei jeder Zeichnung dieselbe Lage hatte, und dass das Auge sich unter den genannten, der Norm entsprechenden Verhältnissen befand. Als Lichtquelle diente ein 1 Centimeter grosser, runder Aus-

schnitt in dem weissen Thoncylinder eines Gasrundbrenners. Der Thoncylinder war mit einem schwarzen Blechcylinder, der einen entsprechenden Ausschnitt hatte, überkleidet.

Es entwirft also das Lampyrisauge ein aufrechtes Bild auch durch Sammlung der Strahlen, wie das Wirbelthierauge; nehmen wir die Gerade, welche einen beliebigen Punkt des Gegenstandes mit seinem Bilde verbindet, als Axe des Auges an, so wird auch hier der parallel der Axe einfallende Lichtstrahl umsomehr von seiner Richtung abgelenkt, je weiter er von der Axe entfernt ist (jenseits einer gewissen Grenze nimmt er überhaupt an der Bilderzeugung nicht mehr theil), auch hier bleibt der gebrochene Strahl in der durch den einfallenden Strahl und das Einfallsloth (Krystallkegelaxe) gegebenen Ebene u. s. f. Der dioptrische Apparat, der das bewirkt, ist die Summe der mit der Cornea verwachsenen Krystallkegel in ihrer radiären Anordnung auf einer Kugeloberfläche.

Es fragt sich nun, welchen dioptrischen Bau ein Krystallkegel (mit Einschluss seiner Corneafacette) haben muss, um jene Wirkung zu erzielen.

Ich erinnere daran, dass eine in wesentlichen Punkten gleiche Wirkung wie der Krystallkegel jedes Paar Convexlinsen ausübt, das, um die Summe ihrer Brennweiten voneinander entfernt, an derselben Axe angeordnet ist. Strahlen, welche, aus grosser Entfernung kommend, geneigt gegen die Axe auf die erste Linse auffallen, treten aus der zweiten Linse unter einem Winkel mit der Axe aus, der um so grösser ist, je grösser der Winkel war, unter dem sie eingetreten sind. Sie liegen dabei in der durch die Linsenaxe und den einfallenden Strahl bestimmten Ebene und sind untereinander parallel. Als solche bilden sie nach der gewöhnlichen Auffassung natürlich in endlicher Entfernung kein Bild; denkt man sich das parallelstrahlige Bündel aber von mikroskopisch kleinem Querschnitt, so begreift man, dass durch Zusammentritt von vielen solchen ein Bildpunkt entstehen kann, da dann die anderen Dimensionen des Bildes gross gegenüber jenem Querschnitt sind.

So einfach wie bei dieser Linsencombination sind nun die Verhältnisse bei den Krystallkegeln wohl nicht; ich hatte anfangs geglaubt, dass die convexe Corneafacette die Rolle der ersten Linse jener Linsencombination, und die Wölbung der Krystallkegelspitze die Rolle der zweiten Linse spielt. Es ist das aber nicht der Fall, wie mich ein eingehendes Studium gelehrt hat. Vielmehr beruht die Wirkung des Krystallkegels, wenigstens grossentheils, auf seiner Schichtung, die ihn zum Linsencylinder stempelt. Selbstverständlich werden die gekrümmten Flächen diese Wirkung unterstützen. Und zwar handelt es sich hier um einen Linsencylinder, dessen Länge gleich ist der Summe seiner Brennweiten.

Ich habe in Holzschnitt Fig. 12 den jedenfalls sehr nahe richtigen Verlauf zweier Strahlenbündel in einem Facettengliede gezeichnet. Derselbe gestaltet sich etwas anders, als ich dies in meiner Abhandlung

(Das Netzhautbild des Insectenauges) dargestellt hatte. Schon damals musste ich die Vermuthung aussprechen, dass die Divergenz der homocentrischen Strahlen nach ihrem Austritte aus dem Facettengliede im Leben nicht vorhanden sei; ich hatte sie damals bei einem Auge, das lange in Alkohol gelegen war, gefunden, und konnte nur aus der Erinnerung mittheilen, dass ich sie an frischen Augen nicht bemerkt hatte. Seitdem hatte ich Gelegenheit, wieder frische Augen zu untersuchen, und hiernach ist die Zeichnung Fig. 12 angefertigt. Jene Divergenz hatte bewirkt, dass man im vorderen Theile des Krystallkegels ein, natürlich virtuelles, verkehrtes Bildchen der äusseren Objecte zu sehen bekam; es beruhte offenbar darauf, dass durch das Liegen im Alkohol die Differenzen der Brechungsindices im Linsencylinder vermindert, die ganze Brechkraft also eine geringere geworden war. Ich erwähne dieses Auftreten von verkehrten Bildern im Innern der Kegel bei abgelegenen Augen, mit Rücksicht auf etwa vorkommende Nachuntersuchungen.

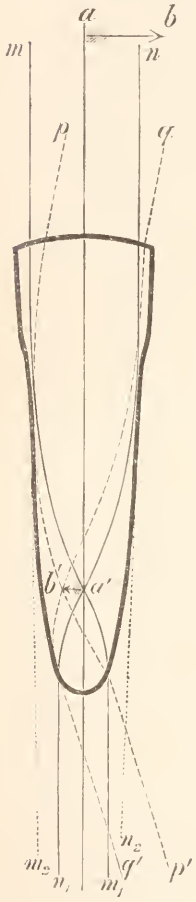


Fig. 12.

Sei ab ein Gegenstand in grosser Entfernung, so dass die von einem Punkte desselben ausgehenden Strahlen gegenüber den im Krystallkegel vorkommenden Winkelmassen als parallel betrachtet werden können. Die Strahlen m und n mögen die Grenzstrahlen des vom Fusspunkt (a) des Pfeiles ausgehenden und in das Facettenglied eindringenden Bündels sein. Sie würden nach der Messung, die ich in einem speciellen Fall über die Krümmung der Hornhautfacette gemacht habe, und unter Zugrundelegung des an der Hornhaut des Hydrophilus [1] gefundenen Werthes für den Brechungsexponenten sich in Folge der Brechung an der gekrümmten Fläche erst beträchtlich weit hinter dem Krystallkegel zu einem Bilde vereinigen (siehe die punktirten Linien m_2 und n_2). Wenn ich in anderen Fällen auch kleinere Krümmungshalbmesser der Corneafacette gefunden habe, so kommt das hier nicht in Betracht. Die durch diese erste Brechung schwach convergent gemachten Strahlen werden dann in Folge der Linsencylinderwirkung bei a' zu einem Bilde vereinigt.

Die vom Punkte b des Pfeiles ausgehenden Strahlen p und q werden in analoger Weise im Punkte b' vereinigt. Das Bild $a'\,b'$ kann aber als solches nicht gesehen werden, da zwischen ihm und dem Mikroskope noch der hintere Theil des Krystallkegels liegt. Wäre a' nicht genau der erste Brennpunkt dieses letzten Antheiles des Krystallkegels, sondern läge dieser

[1] Den Brechungsindex der Lampyriscornea konnte ich wegen ihrer Dünnheit nicht mit genügender Genauigkeit messen.

etwas weiter vorn, so verlassen die von a' weiter verlaufenden Strahlen $m_1 n_1$ den Kegel schwach divergent, so dass das oben erwähnte virtuelle, der Beobachtung zugängliche Bild entstünde. Die Lage des Bildes $a' b'$ kann ich natürlich nicht genau angeben, die Zeichnung soll vielmehr nur zeigen, dass es in der hinteren Hälfte des Kegels liegen müsse. Uebrigens habe ich dieses Bild auch, wie ich später des Näheren mittheilen will, der directen Beobachtung zugänglich gemacht, indem ich die Spitze des Krystallkegels abschnitt. Es ist ja klar, dass man das Bild sofort sehen muss, wenn man den Kegel in der Ebene $a' b'$ abkappt und nun von hinten darauf sieht.

Man sieht demnach an der Zeichnung die Ablenkung des unter einem Winkel einfallenden Strahlenbündels $(p\,q)$ nach derselben Seite der Axe, von der es gekommen ist, man sieht, dass der Winkel, den es nach der Brechung mit der Axe einschliesst, um so grösser ist, je grösser der Winkel war, den es vor der Brechung mit dieser gebildet hat. Dass sich unter diesen Umständen die Strahlenbündel, welche von einem Punkte ausgehen und verschiedene Krystallkegel passirt haben, wieder in einem Punkte vereinigen müssen, geht hieraus freilich noch nicht hervor, wird aber in einem der folgenden Abschnitte gezeigt werden. Man sieht weiter unmittelbar, welche Bedeutung es hat, dass die Natur die Wirkung des kleinen, auf Unendlich eingestellten astronomischen Fernrohres, als welches sich ein solches Facettenglied demnach herausgestellt hat, nicht nur auf den zwei brechenden gekrümmten Flächen beruhen liess, sondern das Princip der Linsencylinder zu Hilfe nahm. Würde die Corneafacette und die Spitze des Krystallkegels von hinlänglich kleinem Krümmungshalbmesser sein, so könnte der in Fig. 12 abgebildete Krystallkegel im Wesentlichen dasselbe wirken, aber man erkennt sofort, dass Strahlen, die unter so grossem Winkel gegen die Axe wie der Strahl p einfallen, für die Erzeugung des Bildes schon nicht mehr in Betracht kämen, es müsste denn der Brechungsindex eine ganz enorme Grösse haben. Kurz, es verhalten sich in diesem Facettenglied die Dinge so, wie ich es in der physikalischen Einleitung von einem Linsencylinder geschildert habe, der die oben genannte Länge hat.

Ich will hier noch hervorheben, dass ich nach den angegebenen Principien ein Schema eines Insectenauges angefertigt habe, das die dioptrischen Vorgänge veranschaulicht, und das ich zur experimentellen Prüfung der später zu entwickelnden Formeln über Grösse, Lage etc. der Bilder verwendet habe.[1] Es besteht aus zehn Paaren von Convexlinsen (Brillengläsern). Jede Linse hat eine Brennweite von 2 Zoll und ist mit ihrem Partner in einer gegenseitigen Entfernung von 4 Zoll auf einem Brettchen befestigt. Dieses Paar repräsentirt den dioptrischen Apparat eines Facettengliedes. Die zehn Paare sind in einem Kreisbogen von 75 Centimeter Radius (bis zum gemeinschaftlichen Brennpunkt je zweier Linsen gemessen)

[1] Dasselbe ist in etwas modificirter Form käuflich zu haben bei Lenoir u. Forster, Wien, IV. Waaggasse 5.

angeordnet. Das Schema entwirft aufrechte Bilder, deren Schärfe freilich nicht gross ist, da das aus jeder Linse austretende Lichtbündel den Querschnitt der Linsenfläche hat, und an denen sich für jeden Punkt des Gegenstandes etwa fünf Linsenpaare betheiligen. Man kann an dem Schema die Aenderung in der Lage und Grösse des Bildes für verschiedene Entfernungen des Gegenstandes demonstriren u. s. w., kann die Schärfe des Bildes erhöhen, wenn man vor die Linsen Diaphragmen setzt. Nur nimmt dann die Anzahl der Linsenpaare ab, die sich an der Erzeugung eines Bildpunktes betheiligen.

Was endlich das erwähnte virtuelle, verkehrte Bildchen betrifft, das man sieht, wenn man das normal zugerichtete ausgepinselte Auge mit seiner concaven Seite dem Gegenstande zuwendet und von der Cornea-

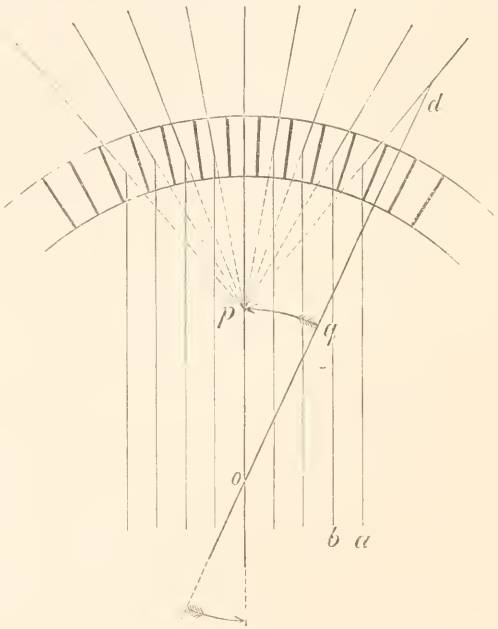


Fig. 13.

seite betrachtet, und welches an der Stelle des normalen Netzhautbildes liegt, so erklärt sich dessen Zustandekommen aus der Fig. 13 unmittelbar. Alle homocentrischen, auf die Krystallkegel einfallenden Strahlen (*a*, *b* ...) werden eben im Krystallkegel in der geschilderten Weise von ihrem Wege abgelenkt, so dass dieselben divergirend austreten und ihre Verlängerungen sich in einem Punkte *(p)* schneiden. Strahlen, die, von einem anderen Punkte des Gegenstandes ausgehend, in einer anderen Richtung (z. B. *o d*) auf das Auge fallen, vereinigen sich in einem anderen Punkte *(q)*. Die beiden Punktpaare bilden mit dem gemeinschaftlichen Krümmungsmittelpunkte des Auges zwei ähnliche Dreiecke mit Scheitelwinkeln.

Benützt man auch in diesem Falle als Gegenstand einen leuchtenden Punkt, der also, in grosser Entfernung vor den Spitzen der Krystallkegel liegend, sein Bild in der Gegend der Netzhaut entwirft, und stellt das an der

Corneaseite befindliche Mikroskop zu tief ein, so dass die Ebene des deutlichen Sehens (im Sinne des Ganges der Lichtstrahlen) vor die Netzhautebene fällt, so sieht man wieder den dreistrahligen Stern der Fig. 5, Taf. I. Bei allmählicher Hebung des Tubus taucht das virtuelle Bild des Lichtpunktes auf (Fig. 4, Taf. I), dann das Bild der Fig. 3 und endlich die optischen Querschnitte durch die Strahlenbündel der einzelnen Krystallkegel, wie sie in Fig. 2, Taf. I, dargestellt sind. Man sieht also dieselben Bilder wie bei der normalen Functionsweise des Auges, jedes auch an demselben Orte, soweit dies beurtheilt werden kann.

3. Experimentelle Prüfung des Strahlenganges im Lampyrisauge.

Im Nachstehenden sollen jene Thatsachen angeführt werden, durch welche ich mich überzeugt habe, dass die mitgetheilte Auffassung der Dioptrik des Lampyrisauges zutreffend ist oder, richtiger gesagt, durch welche ich auf die mitgetheilte Deutung der optischen Vorgänge geleitet worden bin.

Bei den folgenden Versuchen ist, wenn nicht ausdrücklich etwas Anderes gesagt wird, vorausgesetzt, dass das abgepinselte Lampyrisauge, mit der vorderen Fläche an Luft grenzend, mit der hinteren Fläche in eine Glycerinlösung vom Brechungsindex 1·346 tauchend, direct nach dem abzubildenden Gegenstand gerichtet war, so dass das Licht nur durch Luft und, ohne eine Reflexion zu erleiden, vom Objecte bis zur Cornea gelangte. Das Bild wurde durch ein Deckgläschen oder eine Glimmerplatte hindurch bei Horizontalstellung des Mikroskopes beobachtet. Es wurden also die Verhältnisse hergestellt, welche den normalen so nahe als möglich kamen.

Benützt man als Gegenstand einen hellen Punkt, stellt auf dessen Bild (Fig. 4, Taf. I) ein und schiebt einen undurchsichtigen Schirm von einer Seite her über das Auge, so verschwindet das Bild, indem es in allen seinen Theilen gleichzeitig dunkler wird; thut man dasselbe, während man auf eine vor dem Bildpunkte gelegene Ebene einstellt (entsprechend Fig. 2 und 3, Taf. I), so verschwinden die hellen Flecken oder Punkte, welche den einzelnen Facettengliedern entsprechen, zuerst auf der Seite, von welcher der Schirm kommt; stellt man aber auf eine hinter dem Bilde gelegene Ebene ein, so verschwindet der Zerstreuungskreis (Fig. 5, Taf. I) zuerst auf der dem anrückenden Schirm entgegengesetzten Seite. (Ich beschreibe hier das thatsächliche Verhalten, indem ich von der Umkehrung des Bildes durch das Mikroskop absehe.) In diesen Beziehungen also verhält sich Bildpunkt und Zerstreuungskreis ganz so wie bei einer Convexlinse, nur dass man beim Insectenauge die einzelnen Strahlen unter dem Mikroskope sehen kann, wie sie convergirend den Bildpunkt bilden. Wir pflegen dieses sonst durch eine Zeichnung oder in einem Schema durch Fäden anschaulich zu machen, hier sieht man es unmittelbar.

Hieraus, sowie aus der oben beschriebenen directen Beobachtung durch Einstellung geht hervor, dass der Bildpunkt in der That dadurch entsteht, dass die durch eine Gruppe von Krystallkegeln hindurchgeleiteten Strahlen sich in einem Punkte schneiden.

Verschiebt man den Objectpunkt, so wandert der Bildpunkt im gleichen Sinne, woraus folgt, dass der Ort, an welchem sich die Strahlen, die durch verschiedene Krystallkegel gegangen sind, schneiden, nicht etwa der Krümmungsmittelpunkt des Gesammtauges ist, wie dies nach der ursprünglichen Müller'schen Theorie der Fall sein müsste. Dabei ist noch Folgendes zu bemerken. Stellt man auf die den Spitzen der Krystallkegel naheliegende Ebene der Fig. 3, Taf. I, ein, so gewahrt man bei der Verschiebung des Objectpunktes ein successives Erlöschen der einzelnen hellen Flecke, wobei diese selbst aber keine Verschiebung in der eingestellten Ebene erleiden. Verschiebt man die Focalebene des Mikroskopes von da aus nach vorne (Fig. 2, Taf. I), so bewegen sich die einzelnen Lichtpunkte entgegengesetzt der Bewegungsrichtung des Objectes; nähert man hingegen von der erstgenannten Stellung aus die Focalebene dem Bildpunkte (so dass ein zwischen Fig. 3 und 4, Taf. I, liegendes Bild sichtbar wird), so verschieben sich die den Facettengliedern entsprechenden hellen Flecken im gleichen Sinne mit dem Objecte.

Ich hatte zuerst hieraus gefolgert, dass in der Ebene von Fig. 3 oder in ihrer nächsten Nähe eine Spiegelung stattfinde, etwa durch totale Reflexion in dem Sinne, wie ich das in meiner ersten Abhandlung mitgetheilt habe. Dem ist aber nicht so. Vielmehr begegnet man hier dem Unterschiede wieder, der von den optischen Phänomenen der Atmosphäre her bekannt ist. Ein von einem Punkte der Erdoberfläche ausgehender Lichtstrahl kann an oberen Schichten der Atmosphäre reflectirt werden und so in das Auge des Beobachters gelangen. Dann sieht dieser das Object höher, als es wirklich liegt und verkehrt („Luftspiegelung"). Der Strahl kann aber auch dadurch, dass mit der Höhe der Luftschichte ihr Brechungsindex abnimmt, im Bogen gebrochen und schliesslich auch dem Auge des Beobachters zugeführt werden. Dieses sieht dann das Object auch höher gelegen, aber aufrecht („Kimmung").[1] Benützt man nämlich als Object zwei Lichtpunkte, so sieht man in der Ebene der Fig. 3 dasselbe Bild wie bei Benützung eines Lichtpunktes. Dreht man die Mikrometerschraube im Sinne der Einstellung nach vorne, so geht jeder lichte Kreis der Fig. 3 in zwei helle Flecken auseinander, welche die Querschnitte zweier Strahlen darstellen, die nach vorne untereinander divergiren. Verdeckt man nun den linken Objectpunkt, so verschwindet

[1] Vgl. Joh Müller, Kosmische Physik. 4. Aufl. 1875, S. 372 u. ff. Zur Erklärung dafür, dass ein Beobachter die Kimmung eines Objectes sehen könne, das mit ihm in derselben Horizontalebene liegt, glaubte Müller (S. 375) Luftschichten annehmen zu müssen, die nach unten convex sind. Diese Annahme wird nach dem, was wir nun vom Strahlengang in Linsencylindern und ähnlich geschichteten Körpern wissen, überflüssig.

der rechte helle Fleck und umgekehrt. Bewegt man die Mikrometerschraube im Sinne einer Annäherung der Focalebene von der Ebene der Fig. 3 nach dem Bildpunkte der Fig. 4, so gewahrt man dasselbe Phänomen des Auseinanderweichens je zweier Strahlen, von denen jeder seinem Bildpunkte zustrebt. Verdeckt man jetzt den linken Objectpunkt, so verschwindet der linke Strahl.

Daraus geht hervor, dass man es hier mit einem Phänomen der Brechung, nicht mit einer Reflexion zu thun hat. Man kann dasselbe an meinem Schema des Lampyrisauges sehr gut demonstriren, indem man zwischen die beiden Linsen eines Facettengliedes seitlich von der Axe und parallel zu derselben einen Spiegel aufstellt, und nun die aus dem Linsenpaare austretenden Lichtbündel beobachtet, einmal unter Mitwirkung des Spiegels, das anderemal ohne diesen.

Soviel über die Zusammensetzung des aufrechten Netzhautbildes durch die aus den Krystallkegeln austretenden Strahlen. Ich habe nun noch meine Erfahrungen über den optischen Bau des einzelnen Krystallkegels mit Einschluss seiner Cornea zu besprechen.

Legt man das abgepinselte Auge in einen Flüssigkeitstropfen hinein, so dass es allseitig von Flüssigkeit umgeben ist, und beobachtet unter gewöhnlicher Verwendungsweise des Mikroskopes, so bekommt man das aufrechte Netzhautbild nicht zu sehen. Es ist das selbstverständlich, da ja jetzt die Brechung an den beiden Endflächen geändert ist, das eingetretene Strahlenbündel also auch nicht mehr annähernd parallelstrahlig den einzelnen Krystallkegel verlässt. Wohl aber sieht man jetzt in ganz ausgezeichneter Weise die verkehrten Bildchen der Facettenglieder, die man unter normalen Verhältnissen nicht sieht. Hat man eine schwach lichtbrechende Flüssigkeit gewählt, so können diese Bildchen immer noch von der Brechung an den Endflächen herrühren.

Lege ich aber das Auge in Anilin, dessen Brechungsindex = 1·588 ist, so ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass eine sammelnde Wirkung der Endflächen ausgeschlossen ist. Ich bestimmte seinerzeit, ehe ich das Princip der Linsencylinder gefunden hatte, den Brechungsindex der Krystallkegel von Hydrophilus zu

$$n = 1{\cdot}559.$$

Falls auch bei diesem Thiere der Krystallkegel einen geschichteten Bau hat, ist diese Angabe noch zu gross, so dass wohl auch beim Lampyrisauge durch Anilin die Brechung an den Endflächen sicher beseitigt ist. Trotzdem entwirft aber noch immer jedes Facettenglied sein verkehrtes Bildchen. Liegt das Auge mit den Spitzen der Krystallkegel nach oben gerichtet (es ist mit einem gestützten Deckgläschen bedeckt und ruht auf einem gewöhnlichen Objectträger), so sieht man das Bildchen oberhalb jener Ebene, die man dem Aussehen nach als die Spitzen der Krystallkegel tangirend betrachten muss. Es wohnt also dem Facettenglied, abgesehen von seinen Endflächen, noch eine bilderzeugende Wirkung inne, die wohl nur auf einen geschichteten Bau desselben bezogen werden kann.

Stellt man unter den genannten Verhältnissen auf eine Ebene ein, welche vor (bei der gewöhnlichen Betrachtungsweise mit dem Mikroskope unterhalb) der Cornea liegt, so gewahrt man zu seiner Ueberraschung abermals, anscheinend jeder Facette entsprechend, ein Bildchen. Dasselbe ist freilich viel weniger deutlich als das erste, doch ist an seiner Existenz, insbesondere wenn man einen bewegten Gegenstand zwischen Auge und Mikroskopspiegel bringt, nicht zu zweifeln. Dieses Bildchen ist nun aber ein aufrechtes. Die Art, wie es zu Stande kommt, zu kennen, scheint mir nicht von grosser Wichtigkeit, da es physiologisch bedeutungslos ist. Wahrscheinlich ist sie die folgende. Bei der Aufsicht auf ein Facettenglied sieht man den optischen Querschnitt des Krystallkegels als kleinen Kreis, und bei etwas tieferer Einstellung den der Corneafacette als grösseren concentrischen Kreis. Zwischen den Peripherien der beiden Kreise liegt eine Zone, die ihrem Aussehen nach keine starken Brechungen hervorruft. Sie entspricht der Mantelfläche des breiteren Kegelantheiles. Als solche kann sie ihrer Gestalt nach, und da sie von einem stärker brechenden Medium umgeben ist, als Zerstreuungslinse wirken und so das aufrechte, vorne liegende Bild erzeugen, während der eigentliche Krystallkegel das verkehrte hinten liegende Bild als Sammellinse entwirft. Es schien mir wenigstens, dass beim Einstellen des Mikroskopes die ersten Spuren des aufrechten Bildes in jener Zone, die des verkehrten im inneren Kreise zu sehen waren. Nicht unmöglich wäre es auch, dass die in der Nähe der Corneaebene gelegenen Stellen, an welchen je drei Facettenglieder zusammenstossen, dadurch als Concavlinsen wirken, dass schon hier an der Axe jedes Facettengliedes das höchste Brechungsvermögen herrscht, so dass von der Mitte eines solchen Zwischenraumes aus der Brechungsindex allmählich (freilich nicht in Kreiscylinderschichten ansteigt. Bei der Undeutlichkeit des Bildes und seiner Lage unter der Cornea ist seine Stellung zu den einzelnen Facettengliedern nicht sicher zu bestimmen. Ich halte die erste Auffassung für die wahrscheinlich richtige.

Die Ueberzeugung davon, dass im Innern des Krystallkegels das in Holzschnitt Fig. 12, S. 44, abgebildete verkehrte Bildchen der äusseren Objecte liegt, gewann ich ausser durch das Mitgetheilte auf folgende Art. Ein Auge wird in der aus der histologischen Technik bekannten Weise in Celloidin eingebettet und von demselben parallele Schnitte angefertigt, deren erster die Cornea tangential trifft. In einigen der folgenden Schnitte hat man näherungsweise kreisrunde Abschnitte des Auges vor sich, in deren Centrum oder in dessen Umgebung nur die hinteren abgestutzten Enden der Krystallkegel liegen (durch das Celloidin in situ erhalten), weiter nach aussen kommt dann immer mehr und mehr vom vorderen Theile des Krystallkegels dazu; bei passender Dicke des Schnittes ist das hintere Ende desselben aber schon abgestutzt, wenn die Corneafacette des Kegels an demselben erhalten ist. An der Peripherie des Schnittes sind also nur die

vordersten Theile der Facettenglieder als runde, durch ihren optischen Effect erkennbare Scheiben zu sehen.

An dem mikroskopischen Schnitte, von dem ich hier als von einem ausgewählten Beispiele sprechen will, war kein vollständiger Kegel vorhanden, da die Dicke desselben geringer war als die Länge eines Krystallkegels. Da das Auge überdies in Celloidin lag, dessen Brechungsindex ich zwischen den Werthen von 1·561 und 1·565 fand,[1] konnte die Brechung an den Grenzflächen vernachlässigt werden, wenigstens sofern es sich um eine Sammelwirkung handelte (sie ist wohl schon durch eine Zerstreuungswirkung ersetzt).

Richtete ich diesen Augenabschnitt gegen zwei Lichtflammen, die in einer gegenseitigen Entfernung von 85 Millimeter und in einer Entfernung vom Auge = 585 Millimeter aufgestellt waren, so entwarf jedes der Facettenglieder ein verkehrtes Bild. Es war nicht möglich, die Entfernung desselben von den einzelnen Facetten zu messen, doch habe ich die Grösse der Bilder mit dem Mikrometer annähernd bestimmen können. Die am äusseren Rande des Augenabschnittes gelegenen Facettenquerschnitte entwerfen Bilder, deren Grösse (d. i. die Entfernung der beiden Lichtpunkte im Bilde)

0·031 Millimeter

beträgt. Sie liegen eine bedeutende Strecke hinter den Facettendurchschnitten (im Sinne des Ganges der Lichtstrahlen) und kommen nur durch den vordersten Antheil (Cornea) des Facettengliedes zu Stande. Die dem Centrum des Augenabschnittes näher gelegenen Bilder, welche von längeren Abschnitten der Facettenglieder entworfen werden, nehmen rasch an Grösse ab; ich mass die Grössen

0·011 Millimeter
0·004 „
0·002 „

Dabei rücken die Bilder, wie selbstverständlich, dem Facettenabschnitte immer näher, und das letztgenannte, das fünfzehnmal so klein wie das erstgenannte ist, liegt, so weit man das beurtheilen kann, in der hinteren Begrenzungsebene des Schnittes, also in der Schnittfläche des augenscheinlich abgestutzten Krystallkegels. (Von dieser Lage überzeugt man sich besser, wenn man die gewöhnliche Beleuchtung mit Tageslicht benützt und das Bild des Fensterkreuzes beobachtet.)

Es folgen dann noch weiter nach dem Centrum des Augenabschnittes Kegeln, denen man ansieht, dass der vordere Theil, wohl auch schon der mittlere Theil, fehlt, denn sie erscheinen nur mehr als kleine Kreise. Die Bilder derselben werden wieder grösser, z. B.

0·005 Millimeter

und entfernen sich von dem brechenden Medium. Es ist also möglich, auch

[1] Natürlich in dem Quellungszustand, in dem es im Schnitte enthalten war.

mit Ausschluss der Brechung, an den kugeligen Begrenzungsflächen ein Bild im Durchschnitt eines Krystallkegels zu sehen, die Wirkung der normalen vorderen Corneafläche muss dasselbe noch etwas weiter nach vorne schieben. In welchem Antheile des Kegels es im Leben liegt, wage ich nicht mit grösserer Bestimmtheit, als das oben gethan wurde, anzugeben, aber darüber, dass es in seinem Innern liegt, kann nach dem Vorgetragenen kein Zweifel sein und ebensowenig, dass es wesentlich durch die Schichtung der Medien zu Stande kommt.

Ich brauche kaum zu erwähnen, dass die oben mitgetheilten Messungen bei der Kleinheit der Bilder keinen Anspruch auf grosse Genauigkeit machen können, vielmehr sollten sie nur zeigen, dass die Bilder in der Richtung eines Radius des Tangentialschnittes erst an Grösse ab-, dann wieder zunehmen, wodurch auch schon die Variation der Bildweite illustrirt ist. Die Bilder also, deren Grösse mit 0·002 Millimeter angegeben wurde, lagen in der Abstutzungsfläche des Kegels, im Leben demnach im Innern desselben.

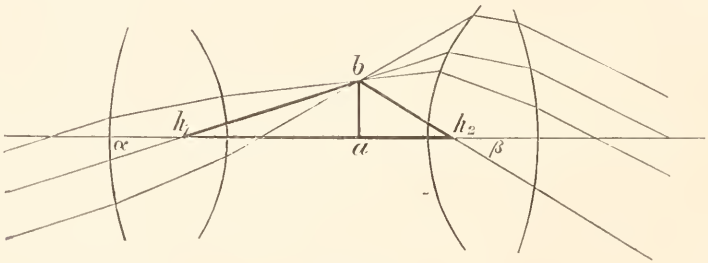


Fig. 14.

4. Dioptrische Berechnung des Lampyrisauges.

Wir haben gesehen, dass ein Krystallkegel mit Einschluss der Cornea wie ein astronomisches Fernrohr wirkt, das auf unendliche Entfernung eingestellt ist. Die Ablenkung, die ein Strahl durch ein solches erleidet, ergibt sich aus Holzschnitt Fig. 14:

$$a\,b = a\,h_1 \text{ tang } \alpha = a\,h_2 \text{ tang } \beta.$$

Nennen wir die beiden Brennweiten $a\,h_1$ und $a\,h_2$, φ_1 und φ_2, so ist

$$\frac{\text{tang } \alpha}{\text{tang } \beta} = \frac{\varphi_2}{\varphi_1} = \text{Const.} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1$$

eine Formel, die dem Brechungsgesetze ähnlich ist und von ihm sich dadurch unterscheidet, dass statt der Brechungsindices der beiden Medien die beiden Brennweiten, und statt der Sinuse der Winkel die Tangenten eingetreten sind.

Denken wir uns nun das kugelig gekrümmte Auge von Lichtstrahlen getroffen, deren jeder (wenigstens wenn er überhaupt zur Verwerthung gelangt) in einem Krystallkegel nach dem genannten Gesetze abgelenkt wird, so lässt sich die Construction des Bildes in ganz analoger Weise wie bei einer kugelig gekrümmten Trennungsfläche zweier Medien aus-

führen. Was bei dieser Radius oder Einfallsloth ist, ist beim Insectenauge Radius des Auges oder Axe des Facettengliedes; nur liegt bei dem letzteren der gebrochene Strahl mit dem eintretenden auf derselben Seite des Einfallslothes, und müssen wir die Dicke der optisch wirkenden Schichte, das ist die Länge der Krystallkegel + Cornea, vernachlässigen.

Hiernach habe ich den in Fig. 16, S. 54, versinnlichten Strahlengang geometrisch construirt, und zwar für den Fall, dass die Winkel nicht sehr klein sind, sondern bis 60 Grad reichen und

$$\frac{\text{tang } \beta}{\text{tang } \alpha} = 1{\cdot}5$$

ist. Man sieht, dass die Vereinigung der Strahlen in einer kaustischen Kegelfläche, ähnlich wie bei sphärischen Flächen und beim Sinusgesetze stattfindet. Die ausgezogenen Linien zeigen den Strahlenverlauf und die kaustische Curve für das Tangentengesetz, die gestrichelten Linien dasselbe für das Brechungsgesetz.

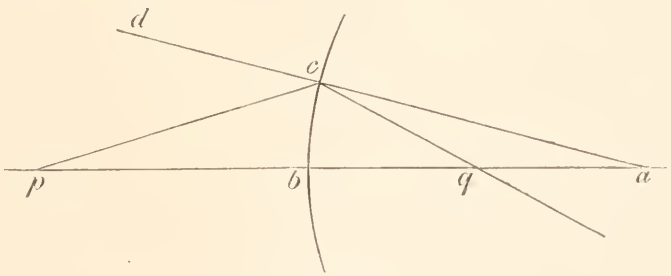


Fig. 15.

Für kleine Winkel, um die es sich hier allein handelt, kann man, wie auch, abgesehen von dieser Construction, selbstverständlich ist,

$$\frac{\text{tang } \alpha}{\text{tang } \beta} = \frac{\sin \alpha}{\sin \beta}$$

setzen, was im Folgenden auch geschehen ist. So habe ich die Rechnung ganz im Anschlusse an die Berechnung der Brechung an einer Kugelfläche, welche v. Helmholtz in seiner physiologischen Optik [1] gibt, durchgeführt. Es ergeben sich, wie zu erwarten war, abgesehen von den Vorzeichen, ganz analoge Formeln; ich suchte dies durch Beibehaltung der üblichen Bezeichnungen hervortreten zu lassen.

Es sei $b\,c$ (Fig. 15) die Wölbung des Gesammtauges, $a\,p$ eine durch den Krümmungsmittelpunkt a derselben gehende Gerade, p ein Punkt, von dem aus ein Strahl nach c gelangt, $a\,d$ ist das Einfallsloth für diesen Strahl, der gebrochene Strahl schneide $a\,b$ im Punkte q. Nach Gleichung 1) und der obigen Substitution ist dann

$$\varphi_1 \sin p\,c\,d = \varphi_2 \sin a\,c\,q.$$

In dem Dreieck $p\,c\,a$ ist

[1] 2. Aufl. S. 60 u. ff.

$$\frac{\sin\, p\,c\,a}{\sin\, c\,p\,a} = \frac{a\,p}{a\,c}$$

und im Dreiecke $a\,c\,q$

$$\frac{\sin\, q\,c\,a}{\sin\, c\,q\,a} = \frac{a\,q}{a\,c}$$

Durch Division der ersten dieser beiden Gleichungen durch die zweite und unter Berücksichtigung von

$$\sin\, p\,c\,a = \sin\, p\,c\,d$$

erhält man

$$\frac{\sin\, p\,c\,d}{\sin\, q\,c\,a} \cdot \frac{\sin\, c\,q\,a}{\sin\, c\,p\,a} = \frac{a\,p}{a\,q}$$

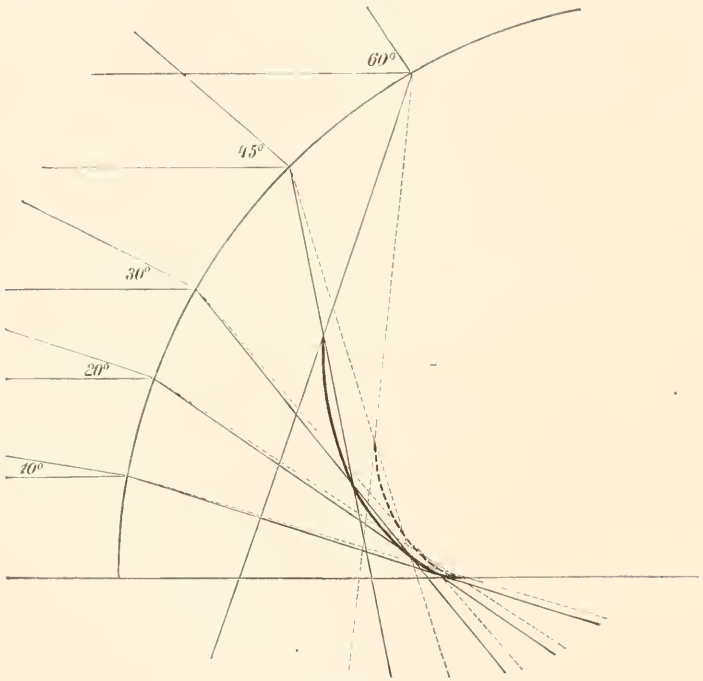


Fig. 16.

Nun ist nach Gleichung 1)

$$\frac{\sin\, p\,c\,d}{\sin\, q\,c\,a} = \frac{\varphi_2}{\varphi_1}$$

und im Dreiecke $p\,c\,q$

$$\frac{\sin\, c\,q\,b}{\sin\, c\,p\,a} = \frac{c\,p}{c\,q},$$

so dass man die obige Gleichung mit Rücksicht auf $\sin\, c\,q\,a = \sin\, c\,q\,b$ auch schreiben kann:

$$\frac{\varphi_2}{\varphi_1} \cdot \frac{c\,p}{c\,q} = \frac{a\,p}{a\,q} \qquad (2$$

Wenn die Strahlen nahe bei b das Auge treffen, so ist

$$\frac{c\,p}{c\,q} = \frac{b\,p}{b\,q}$$

und Gleichung 2) lautet

$$\frac{\varphi_2}{\varphi_1} \cdot \frac{b\,p}{b\,q} = \frac{a\,p}{a\,q} \tag{3}$$

Es mögen nun für die Entfernungen der beiden conjugirten Punkte q und p von dem dioptrischen Apparate einerseits und von dessen Mittelpunkte andererseits andere Zeichen eingeführt werden, die alle positiv zu rechnen sind, wenn sie von den genannten Orten nach der Richtung des Objectes liegen.

$$\begin{aligned} a\,b &= r \\ b\,p &= f_1 \\ b\,q &= -f_2 \\ a\,p &= g_1 \\ a\,q &= g_2 \end{aligned}$$

Man ersieht aus der Zeichnung:

$$\left.\begin{aligned} f_1 + r &= g_1 \\ -f_2 &= r - g_2 \end{aligned}\right\} \tag{4}$$

Gleichung 3) führt dann zu

$$\left.\begin{aligned} \frac{\varphi_1}{f_1} + \frac{\varphi_2}{f_2} &= \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{-r} \\ \text{oder} \\ \frac{\varphi_1}{g_2} + \frac{\varphi_2}{g_1} &= \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{r} \end{aligned}\right\} \tag{5}$$

Bezeichnet man, wenn $f_1 = \infty$ und $g_1 = \infty$ werden, die betreffenden Werthe von f_2 und g_2 mit grossen Buchstaben, so ergibt sich aus 5)

$$\left.\begin{aligned} F_2 &= \frac{-r\,\varphi_2}{\varphi_1 + \varphi_2} \\ G_2 &= \frac{r\,\varphi_1}{\varphi_1 + \varphi_2} \end{aligned}\right\} \tag{6}$$

und entsprechend, wenn f_2 und g_2 unendlich werden

$$\left.\begin{aligned} F_1 &= \frac{-r\,\varphi_1}{\varphi_1 + \varphi_2} = -G_2 \\ G_1 &= \frac{r\,\varphi_2}{\varphi_1 + \varphi_2} = -F_2 \end{aligned}\right\} \tag{7}$$

Woraus folgt

$$\frac{F_1}{F_2} = \frac{\varphi_1}{\varphi_2} = \frac{G_2}{G_1}$$

Aus Gleichung 6) geht hervor, dass, wenn

$$\varphi_1 = \varphi_2$$

ist, d. h. wenn das astronomische Fernröhrchen, das das Facettenglied ersetzen könnte, aus zwei gleichen Linsen bestünde, der zweite Brennpunkt des Lampyrisauges in der Hälfte seines Radius läge, also da, wo der Brennpunkt eines Convexspiegels liegt. Nur ist das Netzhautbild ein

reelles Bild. Aus den Gleichungen 7) ersieht man, dass an derselben Stelle auch der erste Brennpunkt des Auges liegt.

Aus diesen beiden Gleichungen geht weiter hervor

$$r = G_1 + G_2 = -(F_1 + F_2)$$

Auch kann man durch dieselben die Werthe φ_1 und φ_2 eliminiren, indem auf Grund derselben die Gleichung 5) in die bekannte Formel übergeführt wird:

$$\left.\begin{aligned} \frac{F_1}{f_1} + \frac{F_2}{f_2} &= 1 \\ \frac{G_1}{g_1} + \frac{G_2}{g_2} &= 1 \end{aligned}\right\} \quad (8$$

woraus folgt:

$$\left.\begin{aligned} f_1 &= \frac{F_1 f_2}{f_2 - F_2} \\ f_2 &= \frac{F_2 f_1}{f_1 - F_1} \end{aligned}\right\} \quad (9$$

Kommen, entsprechend dem oben S. 39 angeführten Versuche, die Lichtstrahlen von der Seite der Retina, so wird in der Formel 5)

$$\begin{aligned} \varphi_1 &\text{ zu } \varphi_2 \\ \varphi_2 &\text{ „ } \varphi_1 \\ f_1 &\text{ „ } -f_2 \\ -f_2 &\text{ „ } f_1 \end{aligned}$$

so dass diese Formel die Gestalt annimmt:

$$\left.\begin{aligned} \frac{\varphi_1}{f_1} + \frac{\varphi_2}{f_2} &= \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{r} \\ \frac{\varphi_1}{g_2} + \frac{\varphi_2}{g_1} &= \frac{\varphi_1 + \varphi_2}{-r} \end{aligned}\right\} \quad (10$$

d. h. die Formel bleibt, wie bei der gewöhnlichen Brechung (vergleiche Gleichung 5) bestehen, nur ist das Vorzeichen des Radius zu ändern. Es liegt also das verkehrte Bildchen, das man beim umgekehrten Strahlendurchgang sieht, gerade an dem Orte, wo das normale Netzhautbild liegt, wenn der Gegenstand jedesmal in grosser Entfernung ist.

Was nun die Berechnung der Bildgrösse betrifft, so geht aus Fig. 17 hervor:

$$\frac{p\,s}{r\,t} = \frac{a\,p}{a\,r} = \frac{g_1}{g_2}$$

Setzt man

$$\begin{aligned} p\,s &= \beta_1 \\ r\,t &= \beta_2 \end{aligned}$$

so erhält man

$$\frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{g_1}{g_2}$$

und unter Berücksichtigung der Gleichungen 4) bis 7)

$$\frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{g_1 - G_1}{G_2} = \frac{G_1}{g_2 - G_2}$$

$$\frac{\beta_1}{\beta_2} = \frac{F_1 - f_1}{F_1} = \frac{F_2}{F_2 - f_2}$$

Erwägt man, dass in Fig. 17 rt gegen b rückt, wenn sp sich b nähert, so sieht man, dass sie in b bei gleicher Grösse und Richtung zusammentreffen müssten.

Aus der letzten Gleichung geht nämlich hervor, dass, wenn

$$\beta_1 = \beta_2$$

sein soll, $f_1 = 0$ ist, d. h. die beiden Hauptpunkte liegen in der brechenden Fläche, oder mit Rücksicht auf die Verhältnisse des Insectenauges: in jedem Facettengliede liegt ein vereinigter Hauptpunkt des Auges, und diese sämmtlichen Hauptpunkte sind in einer Kugelfläche um den Krümmungsmittelpunkt angeordnet.

Es ist leicht, sich experimentell von dem Zutreffenden dieser Berechnung im Allgemeinen zu überzeugen, z. B. von der geforderten Annäherung des Bildes an den dioptrischen Apparat, bei Näherung des Objectes

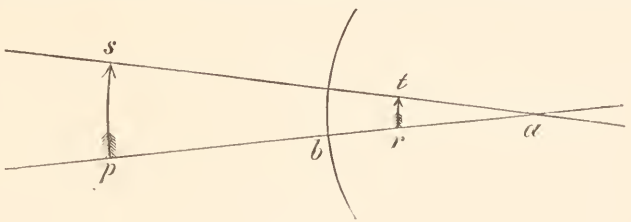


Fig. 17.

und Anderem mehr, was schon aus der obigen Schilderung des optischen Verhaltens unseres Auges bekannt ist. Doch ist es mir nicht gelungen, eine befriedigende Uebereinstimmung der berechneten mit den gemessenen Zahlenwerthen zu bekommen. So mass ich z. B. die Entfernung des Bildes von den Krystallkegeln für die drei Entfernungen des Objectes von 810, 12 und 1·2 Millimeter. (Die geringen Entfernungen erhielt ich, indem ich ein vom Abbe'schen Beleuchtungsapparat entworfenes Bild als Object benützte.) Hieraus liess sich nach Gleichung 3) das Verhältniss $\frac{\varphi_1}{\varphi_2}$ berechnen. Ich fand in jedem Falle einen Werth zwischen 1·1 und 1·9 gelegen, so dass dies mit den Beobachtungen und der obigen Darstellung insofern ganz wohl übereinstimmt, als es auch zeigt, dass das verkehrte Bildchen, das in jedem Krystallkegel liegen muss, in der That in dessen rückwärtiger Hälfte gelegen ist. Doch eine gute Uebereinstimmung der Werthe erhielt ich nicht. Aehnlich ging es mir bei der Prüfung jener Formeln, in welche die gemessene Brennweite eingeführt wurde. Die Ursache der mangelhaften Uebereinstimmung liegt, wie mir scheint, auf der Hand. Alle experimentelle Prüfung beruht auf der Messung der Entfernung zwischen dem verhältnissmässig dicken dioptrischen Apparat und dem Bilde. Wie

oben schon erläutert, lässt sich die Einstellung auf eine bestimmte Stelle des dioptrischen Apparates nicht genau ausführen, man denke nur, dass man Bilder vor sich hat, welche jenen der Fig. 3, Taf. I, ähnlich sind. Wenn man aber hierin nur einen kleinen Fehler macht, so kommt er natürlich im Resultat schon sehr in Betracht. Auch ist die Dicke des dioptrischen Apparates ja in der Rechnung vernachlässigt worden, und konnte ich meine Messungen nur an Alkoholpräparaten ausführen. Das erwähnte Schema des Insectenauges, das ich mir herstellte, ergab mit der Rechnung recht gut stimmende Resultate.

Ich habe bisher vorausgesetzt, dass der Bau eines Facettengliedes beim Leuchtkäferchen der eines Linsencylinders ist; in der physikalischen Einleitung habe ich aber erwähnt, dass Matthiessen's Etagenlupe ähnliche optische Wirkungen erzeugen kann.

Es fragt sich also, ob die Wirkung des Facettengliedes nicht etwa auf dem Principe der Etagenlupe beruht? Ich glaube, man muss das verneinen, denn um die Wirkung zweier Convexlinsen von so kurzer Brennweite nach diesem Principe zu erzielen, wären Differenzen im Brechungsindex der verschiedenen Schichten von einer so enormen Grösse vorauszusetzen, wie dies für die Chitinmassen verschiedener Dichtigkeit unmöglich angenommen werden kann, und wie sie weiter auch auf den ersten Blick unter dem Mikroskope gesehen werden müssten.

Es ist hier der Ort, darauf aufmerksam zu machen, dass man die ganze Bilderzeugung im Lampyrisauge auch anders, und zwar in folgender Weise auffassen kann. Jedes Facettenglied hat sich als ein astronomisches Fernrohr herausgestellt. Es entwirft also jedes derselben ein aufrechtes Bild auf der Netzhaut. Wenn, wie wir sahen, das Fernrohr auf Unendlich eingestellt ist, d. h. die austretenden homocentrischen Strahlen parallel verlaufen, wird das Bild, wo immer man es auf einen Schirm auffinge, bei der Kleinheit des Querschnittes eines solchen Strahlencylinders gegenüber den Dimensionen des Bildes, immerhin ziemlich scharf sein. Diese aufrechten Netzhautbilder der einzelnen Facettenglieder decken sich aber in der Art, dass laut Abbildungen 2 und 3, Taf. I, ungefähr dreissig Netzhautbilder für jeden Punkt des abzubildenden Gegenstandes übereinander liegen. Für einen zweiten Punkt desselben sind es wieder dreissig andere, oder je nach der Entfernung vom ersten Punkte nur theilweise andere Facettenglieder, deren aufrechte Bilder das definitive Netzhautbild zusammensetzen. Diese dreissig Bilder sind — abgesehen von den Aenderungen der optischen Constanten an der Peripherie des Auges und von anderweitigen kleinen Abweichungen — congruent und unterscheiden sich nur durch die Lage ihrer Begrenzung, indem die mehr rechts gelegenen Facettenglieder noch Theile des Objectes enthalten, welche in diesem mehr rechts liegen, die nach links gelegenen mehr von den linksseitigen An-

theilen des Objectes. Ich habe deshalb zur Charakterisirung dieser Art der Bilder, und zum Unterschied des definitiven Netzhautbildes von den einzelnen dasselbe zusammensetzenden Bildern der Facetten, ein in der geschilderten Art entstandenes Bild ein Superpositionsbild genannt.

C. Katoptrische Wirkung der Kegel.

Ueberblickt man die beigegebenen Tafeln, welche den Bau einzelner Facettenglieder bei verschiedenen Gliederthieren wiedergeben, so gewahrt man, dass nicht nur häufig, sondern bei Insecten fast in der Regel die vordere basale Fläche des Krystallkegels recht nennenswerth kleiner ist, als die hintere Begrenzungsfläche der Corneafacette. Es ist hier also die Möglichkeit gegeben, dass Strahlen, welche die Cornea durchsetzt haben, aus dieser so austreten, dass sie nicht in den Kegel gelangen, sondern seitlich von diesem verlaufen. Ja es ist kein Zweifel, dass solche Strahlen existiren müssen, es sind die, welche vor dem Eintritt in das Auge einen Winkel mit der Axe des betreffenden Facettengliedes einschliessen, der eine gewisse bedeutende Grösse überschreitet.

Ebenso unzweifelhaft ist es, dass diese Strahlen in der Regel von dem zwischen den Kegeln liegenden „Irispigment", von dem später noch die Rede sein wird, absorbirt und dadurch unschädlich gemacht werden. Ob das aber immer der Fall ist, mag wohl fraglich erscheinen, ja es wäre bei gewissen, unten zu besprechenden Stellungen dieses Pigmentes (den Lichtstellungen) nicht recht einzusehen, warum diese Strahlen nicht zunächst in die benachbarten Krystallkegel eindringen sollten. Vgl. die Abbildungen Taf. II, Fig. 16 *B*, oder von einem Krebse Taf. V, Fig. 52.

Es kommt hier ein Umstand in Betracht, der wahrscheinlicherweise eine wichtige Rolle bei der Abblendung schädlicher Strahlen im Insectenauge spielt und auf den ich nun aufmerksam machen will. Er ist zugleich geeignet, Aufklärung über das fast constante Vorkommen eines der wichtigsten Bestandtheile des Facettengliedes, nämlich des Krystallkegels, zu geben. Ich meine die möglichen Reflexionen der in den Kegel eingedrungenen Strahlen.

Ich erinnere daran, dass jeder Lichtstrahl an der Grenzfläche zwischen zwei optischen Medien eine Reflexion erleidet, welche in der Regel nur einen Theil des Strahles betrifft, in dem Falle aber, dass der Strahl, in einem optisch dichteren Medium verlaufend, an die Grenze nach einem optisch dünneren gelangt, auch eine totale sein kann. Die Reflexion ist total, wenn der Einfallswinkel eine gewisse, durch die Brechungsindices der beiden Medien bestimmte Grösse überschreitet. Immer wird der Strahl, sei er nun total reflectirt oder nur theilweise, unter demselben Winkel zurückgeworfen, unter dem er auf die Grenzfläche aufgefallen ist.

Die Krystallkegel haben ihren Namen von ihrer kegelförmigen Gestalt Ein Kegel aber verhält sich in Bezug auf die Reflexion eines in ihn eingedrungenen Lichtstrahles ganz eigenthümlich. Es sei Fig. 18 ein Kegel im geometrischen Sinne des Wortes und *a* ein in ihn unter einer mässigen Neigung zur Axe einfallender Lichtstrahl. Er trifft bei *b* das erstemal die Trennungsfläche nach einem optisch dünneren Medium. Hier ist der Einfallswinkel so gross, dass er wohl total reflectirt werden dürfte. Dasselbe gilt wohl auch noch für den Punkt *c*. Vielleicht wird hier aber nur mehr ein Theil von ihm nach *d* reflectirt; indem man ihn immer unter seinen Einfallswinkel reflectirt werden lässt, kommt man zu der Construction des Weges *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *i* der reflectirten Antheile des Strahles. Der Strahl wird also, so weit er der Reflexion unterliegt, aus dem Kegel wieder herausbefördert. Ein grosser Theil des Strahles aber wird bei *d*, *e*, *f*, *g* nicht reflectirt, durchdringt vielmehr die Trennungsfläche der beiden Medien. Diese den Kegel verlassenden Strahlenantheile (*dm*, *en* u. s. w.) aber haben nun eine sehr bedeutende Neigung gegen die Axe des Kegels, es ist jetzt kein Strahlentheil vorhanden, welcher auch nur näherungsweise die Richtung der Kegelaxe hat.

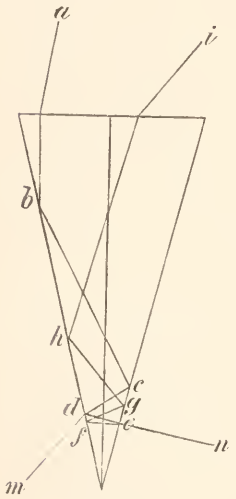


Fig. 18.

Uebertragen wir diese Anschauungen von dem geometrischen Kegel auf den Kegel des Facettenauges, der eben keine geometrische Spitze, sondern statt der Spitze eine gekrümmte Fläche hat, der auch nicht homogen, sondern als Linsencylinder geschichtet ist, so leuchtet ein, dass nur an der Spitzenfläche, wie wir hinlänglich besprochen haben, Strahlen austreten können, was beim geometrischen Kegel, abgesehen von dem unendlich dünnen Axenstrahl nicht der Fall ist. Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass gewisse Strahlen auch im Krystallkegel des Facettenauges ein ähnliches Schicksal erleiden, wie jene im geometrischen Kegel. Was von Licht auf dem Wege *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *i* aus dem Facettenglied, in das es eingedrungen ist, wieder zurückgeworfen wird, dürfte kaum in Betracht kommen. Wohl aber können jene Strahlen ins Gewicht fallen, welche wie *dm* und *en* aus dem Krystallkegel austreten und nun eine Richtung haben, in welcher sie entweder vom Irispigment absorbirt werden (vgl. die ebengenannten Abbildungen), oder in einen Nachbarkegel eindringen müssen. In letzterem Falle verlaufen sie schon anfangs in dem zweiten Kegel unter einem sehr grossen Winkel mit der Kegelaxe und fallen deshalb hier sofort demselben Schicksale in die Arme, dem sie eben im ersten Kegel entronnen sind. Sie werden auf diese Weise vielleicht noch viele Kegel durchsetzen, endlich aber doch wie *hi* des geometrischen Kegels aus dem ganzen optischen System ausgestossen werden. Es wirkt

dabei die Ablenkung mit, welche die Strahlen an dem Uebertritt aus einem Kegel in die umgebende Substanz und umgekehrt erfahren. (Schematisch würde ja ein Durchschnitt die Kegel wie einen Satz nebeneinanderstehender, mit ihrer brechenden Kante nach hinten gewendeter Prismen erscheinen lassen, welcher natürlich einen sie passirenden Strahl nach vorne ablenkt.)

Von den Lichtstrahlen, für welche diese Betrachtungen zutreffen, sind natürlich alle jene ausgenommen, von denen wir im dioptrischen Theile gehandelt haben. Diese erleiden nirgends eine Reflexion. Aber es ist selbstverständlich: wenn Strahlen, die von einem gewissen Theile des Sehfeldes ausgehen, im Facettenglied so gebrochen werden, dass sie, ohne dessen seitliche Begrenzung zu berühren, aus demselben wieder austreten, wie dies die oben behandelten Strahlen thun, dass dann andere Strahlen existiren müssen, welche die seitlichen Grenzflächen wohl berühren, somit daselbst reflectirt oder gebrochen werden. Das sind dann eben die unter stärkerer Neigung gegen die Facettenaxe auffallenden, somit wohl auch jene, von denen wir zu diesen Betrachtungen geleitet wurden: die zwischen Cornea und Krystallkegel in das umgebende Gewebe dringenden Strahlen.

Es erklärt sich, glaube ich, durch das Vorstehende eine Erscheinung, die ich mir lange nicht zu deuten gewusst habe. Viele Insecten, z. B. Hydrophilus, besonders aber Krebse zeigen einen eigenthümlichen diffusen Schimmer an ihren Augen, der recht oberflächlich seinen Ursprung zu haben scheint. Derselbe wird besonders deutlich, wenn man die Thiere ins directe Sonnenlicht bringt. Es sind dann eben die auf die genannte Weise aus dem Auge herausbeförderten Strahlen intensiver. Am schönsten sah ich diesen Schimmer bei den grossen Krebsen, Langusten und Hummern. Bei diesen zeigt sich in demselben noch eine durch Steigerung und Verminderung des Glanzes markirte Zeichnung eines rechtwinkeligen Kreuzes, das sich über einen grossen Theil des Auges ausdehnt. Ich irre wohl nicht, wenn ich dasselbe mit der rechtwinkeligen Corneafacette und dem vierkantigen Krystallkegel dieser Thiere in Verbindung bringe.

Es ergibt sich weiter durch das Mitgetheilte eine Deutung für gewisse, wahrscheinlich auch in Zellen eingelagerte, stark das Licht reflectirende körnige Massen, welche bei manchen Krebsen und Insecten der vorderen Schichte des Irispigmentes aufgelagert sind und die Verschiebungen desselben in Folge von Lichtwirkung mitmachen. (Vgl. Taf. V, Fig. 51 *i t*.) Sie gleichen vollständig der später zu beschreibenden Substanz des Tapetums bei diesen Krebsen. Im durchfallenden Lichte unter dem Mikroskope betrachtet, erscheinen sie fast so schwarz wie das Irispigment, und scheinen zu diesem zu gehören. Blendet man aber das durchfallende Licht ab, dann erkennt man, dass man es mit einer opaken, sehr stark reflectirenden Masse zu thun hat. Ich sah dieselbe bei Nica edulis, Sicyonia sculpta, Crangon, Palaemon und, wenn auch nicht so deutlich, bei Palinurus. Es

sind diese Massen, ich will sie das Iristapetum nennen, analog den farbigen Pigmentzellen, die man bei Insecten so häufig am vorderen Abschnitte des Facettengliedes findet.

Die Bedeutung des Iristapetum liegt nun wohl ziemlich klar. Da es zwischen den Kegeln oder ihren Scheiden liegt, so reflectirt es die Lichtstrahlen, welche, wie eben besprochen, in die Räume zwischen die Kegel gelangten. Es unterstützt also die dioptrische und katoptrische Einrichtung, die ich geschildert habe, in ihrer Bestimmung, das zu schief in das Facettenglied eindringende Licht unschädlich wieder herauszubefördern. Bei Insecten sowohl, wie bei Krebsen bildet es die Ursache der oft so prächtigen Farben der Augen, und die Reflexionen an demselben erklären den schönen metallischen Glanz, der, besonders in der Insectenwelt, keine Seltenheit ist.

Das Iristapetum scheint bisher nur von Leydig bemerkt worden zu sein (Müller's Arch. 1855, S. 410), und zwar am Flusskrebse. Er sagt: „Ausser dem schwarzen Pigment trifft man aber auch ungefähr halbwegs zwischen dem Ende der Krystallkegel und der oberen Spitze der spindelförmigen Anschwellung [1] ein bei auffallendem Lichte weisses Pigment an, das ebenfalls aus kleinen Körnchen zusammengesetzt sich zeigt." Er hatte also ein Auge in Lichtstellung des Irispigmentes und des Iristapetums vor sich, [2] wie ich alsbald zeigen werde.

---

[1] Scl. der Sehstäbe.

[2] Aehnlich spricht sich Leydig in seiner Histologie, S. 255, aus.

III. CAPITEL.

Das Irispigment und seine Wirkung.

Es hat gewiss eine tiefere Bedeutung, und dieselbe soll durch das Nachstehende wenigstens einigermassen aufgeklärt werden, dass das alsbald zu besprechende Phronima-Auge, das sein Bild nach katoptrischen Principien entwirft, kein Pigment enthält, während mir kein dioptrisch wirkendes Facettenauge bekannt geworden ist, das nicht zwei wohlcharakterisirte Lagen von Pigment enthielte. Ich verstehe hier unter Pigment das körnige schwarze, gewöhnlich oder immer in Zellen liegende Pigment, wie es ja auch im Wirbelthierauge vorkommt, und sehe von den farbigen und diffusen Pigmenten, sowie von abnormen albinotischen Zuständen, die auch bei Krebsen[1] und Insecten vorkommen sollen, ab. Die erste oder vordere Pigmentlage liegt innerhalb oder in der Nähe des dioptrischen Apparates, ich will sie, der Aehnlichkeit der Function wegen, das Irispigment nennen. Die zweite Lage liegt an oder zwischen den Elementen der Netzhaut, wohl auch hinter derselben, ich will sie das Retinapigment nennen. Dieses soll uns erst später beschäftigen.

Die Abbildung Fig. 1, Taf. I des Lampyrisauges, zeigte uns das Irispigment als die Zwischenräume zwischen den Krystallkegeln ausfüllend; nur die Spitzen derselben sind frei geblieben und ragen in die durchsichtige Masse, die zwischen dem dioptrischen Apparate und der Retina gelegen ist, hinein. Höchst wahrscheinlich ist das körnige schwarze Pigment hier, wie an den analogen Stellen anderer Facettenaugen, in Zellen eingeschlossen — ich habe das nicht näher untersucht, sah aber wiederholt Bilder, die wenigstens für den betreffenden Fall keinen Zweifel darüber bestehen lassen — und so lehrt es auch Grenacher. Dieser unterscheidet hier zwei Arten morphologisch unterscheidbarer Pigmentzellen, die er mit Pg. I und Pg. II bezeichnet. Ich habe keine Ursache, an der Richtigkeit der Grenacher'schen Darlegung zu zweifeln. Da mein Augenmerk weniger den morphologischen als den physiologischen Verhältnissen zugewendet war, so habe ich die Lage und Anordnung des Pigmentes untersucht, ohne mich darum zu kümmern, ob und in welchen Zellen dasselbe liegt.

[1] S. unter Peneus membranaceus.

Die genannte Abbildung des Lampyrisauges gehört einem im Dunkeln getödteten Thiere an. Ich habe nun die Erfahrung gemacht, dass das Irispigment eine andere Lage zeigt, wenn man das Auge eines Thieres untersucht, das in der Sonne gesessen hat, und in der Sonne getödtet worden ist. Ich liess die Thiere auch, nachdem sie bewegungslos geworden waren, noch 1 bis 2 Stunden in der Sonne, um sicher zu sein, dass auch die inneren Organe ihre Reactionsfähigkeit verloren hatten, ehe ich sie in andere Beleuchtung brachte.

Im Lichtauge des Leuchtkäferchens liegt nämlich das Irispigment, der Hauptmasse nach hinter einer Ebene, welche die Spitzen der Krystallkegel berührt, und zwischen den Kegeln sind nur spärliche Reste des Pigmentes zurückgeblieben. Es hat also das Pigment eine Localveränderung erlitten, eine Verschiebung nach hinten, näherungsweise um die Länge des

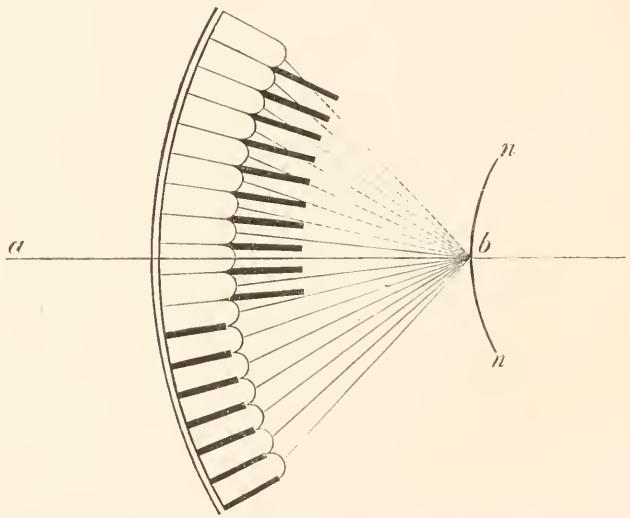


Fig. 19.

Krystallkegels. Es umhüllt aber jetzt den Kegel nicht etwa auch an seiner Spitzenfläche — es würde dann gar kein Licht durch denselben auf die Netzhaut gelangen — sondern die Verlängerung der Kegelaxe und deren nächste Umgebung bleibt frei von Pigment, wie man an Schiefschnitten und Querschnitten leicht sehen kann. Das Pigment zieht sich demnach als mehr oder weniger cylindrische Scheide über den Krystallkegel nach rückwärts, und die Scheiden der verschiedenen Kegel bilden miteinander eine zusammenhängende Pigmentmasse.

Die functionelle Bedeutung dieser Pigmentverschiebung kann nicht zweifelhaft sein, wenn wir uns an den oben geschilderten Strahlenverlauf im Lampyrisauge erinnern. Es sei Holzschnitt Fig. 19 das Schema eines solchen Auges, in dessen unterem Theile die Dunkelstellung, in dessen oberem die Lichtstellung des Irispigmentes obwaltet. Aus der Richtung *a* falle von einem Punkte ausgehend Licht auf das Auge, so werden die durch die

einzelnen Facettenglieder gebrochenen Strahlen sich in *b* zum Bilde auf der Netzhaut *nn* vereinigen. Man sieht nun, dass ein Theil dieser Strahlen (der obere der Zeichnung) durch das in der Lichtstellung befindliche Pigment absorbirt werden muss, also gar nicht zum Bildpunkte gelangt. Man ersieht auch weiter, dass beim allmählichen Uebergang des Pigmentes aus der Dunkelstellung in die Lichtstellung von dem ganzen Strahlenkegel, dessen Spitze *b* ist, immer mehr und mehr Strahlen abgeblendet werden müssen, und zwar von aussen nach innen fortschreitend, so dass die Basis des Kegels immer kleiner und kleiner wird und dadurch die relative Helligkeit des Bildes proportional der Basis des Kegels abnimmt. Genau ebenso verkleinert die Iris der Säugethiere bei fortschreitender Verengerung der Pupille die Helligkeit des Netzhautbildes in deren Auge, indem sie, an der Peripherie der Basis des Strahlenkegels beginnend, Strahl auf Strahl abblendet und die Helligkeit des Punktes *b* proportional der Kegelbasis verkleinert. Eben wegen dieser Analogie in der Function möchte ich vorschlagen, diese Pigmentlage „Irispigment" zu nennen.

Es scheint, dass das Facettenauge sich in höherem Grade durch sein Irispigment den verschiedenen äusseren Helligkeiten anpassen kann, als es das Wirbelthierauge durch seine Iris thut. Ich werde alsbald Beispiele anführen, durch welche es wahrscheinlich wird, dass jener Lichtkegel durch das Irispigment bis auf vielleicht nur den Strahl eines Facettengliedes reducirt werden kann, während die Pupille des Wirbelthierauges wenigstens nur in den seltensten Fällen eine analoge Verkleinerung zeigt. Nur von den Haien ist es mir bekannt, dass sich die spaltförmige Pupille bei Tage bis auf zwei den Enden entsprechende Lücken zu schliessen scheint, denn auch die engste Pupille der Katze dürfte immer noch an Wirkung der Wirkung des Irispigmentes zahlreicher Gliederthiere nachstehen.

Der geschilderte Effect des Irispigmentes ist natürlich nur möglich bei Augen, welche nach dem Principe des Lampyrisauges gebaut sind, also ein Superpositionsbild entwerfen. Es muss, wie bei diesem, zwischen dem dioptrischen Apparate und der empfindlichen Netzhautschichte ein namhafter Zwischenraum sein, durch welchen die Lichtstrahlen verlaufen und in welchen hinein sich das Irispigment schieben kann. Denn bei einem Auge, das, wie jenes von Limulus, kein Superpositionsbild hat, würde eine derartige Pigmentverschiebung sinnlos sein. Andererseits wird man aber aus dem Vorhandensein der Pigmentverschiebung auf Belichtung in zweifelhaften Fällen einen Fingerzeig dafür entnehmen können, dass man es mit einem Superpositionsbild, nicht mit einem Appositionsbild zu thun hat.

Interessant und für die dargelegte Bedeutung des Irispigmentes von Wichtigkeit ist die Thatsache, dass unter den zahlreichen Gliederthieren, welche ich auf die photomechanische Reaction des Irispigmentes geprüft habe, mit nicht einer unzweifelhaften Ausnahme nur die Nachtthiere eine solche zeigten, jene Thiere, die ihre Augen also sowohl bei Tage als bei Nacht zu benützen haben. Nachtschmetterlinge sind bei Tage nicht

blind, die meisten Krebse sind Nachtthiere, sehen aber ganz gut auch bei Tage. Diese zeigen die photomechanische Wirkung. Fliegen, Tagschmetterlinge, Libellen etc. sind des Nachts vollkommen hilflos, zeigen keine Lichtwirkung auf das Irispigment und haben, wie noch ausführlich besprochen werden soll, auch kein Superpositionsbild, sondern ein Appositionsbild. Auch Larven von Libellen habe ich untersucht und keine Lichtwirkung auf das Irispigment finden können.

Ich habe die Mühe nicht gescheut, zahlreiche Thiere auf das Spiel des Irispigmentes zu prüfen, und gehe daran, meine Erfahrungen hierüber mitzutheilen. Vorher will ich jedoch darauf hinweisen, dass sich manche Differenz in den Angaben und Abbildungen des Irispigmentes bei verschiedenen Autoren dadurch erklären wird, dass der Eine ein Lichtauge, der Andere ein Dunkelauge untersucht hat. In Leydig's „Tafeln zur vergleichenden Anatomie" findet sich auf Taf. X, Fig. 1, die Abbildung eines Auges vom Windenschwärmer (Sphynx convolvuli), welches das Irispigment auf der einen Seite in der Dunkelstellung zeigt, nach der anderen Seite aber geht es allmählich in mässige Lichtstellung über. Es ist mit Bestimmtheit zu sagen, dass das Thier in einer Lage abgestorben ist, wo der erstgenannte Theil des Auges ein dunkles Netzhautbild enthalten hatte, das nach der anderen Seite hin lichter wurde. Ich habe mich nämlich überzeugt, dass die photomechanische Wirkung auf das Irispigment eine locale ist; ich konnte die eine Hälfte des Auges in Lichtstellung, die andere in Dunkelstellung versetzen, wenn ich die eine Hälfte des Sehfeldes hell, die andere dunkel machte. Man kann also auf das Irispigment photographiren, wie Kühne mit dem Netzhautpigment der Wirbelthieraugen „Optogramme" gemacht hat. Ich erwähne dies hier nur und werde bei Gelegenheit des Augenleuchtens mehr davon sagen, da diese Verhältnisse am lebenden Thiere studirt werden können, und dies mit Hilfe des Augenleuchtens viel bequemer geschieht, als durch mikroskopische Untersuchungen.

Dort werde ich auch die zeitlichen Verhältnisse der Pigmentverschiebung besprechen; hier sei nur noch hervorgehoben, dass ich die Thiere, um über die Pigmentverschiebung etwas zu erfahren, eine bis zwei Stunden oder auch über Nacht in vollkommen dunklem Raume hielt und sie daselbst tödtete, indem ich sie mit Alkohol oder dergleichen überschüttete, und dass ich andere, ihnen womöglich an Lebensfrische, Stärke u. s. w. gleiche Exemplare derselben Species an die Sonne stellte und da geradeso behandelte wie die ersten. Ohne über eingehende Versuche darüber zu verfügen, scheint es mir, dass sowohl die Lichtstellung, als die Dunkelstellung ausgesprochener ist, wenn man die Thiere nicht zu lange der Einwirkung des Lichtes und der Dunkelheit aussetzt. Es dürfte sich insbesondere bei tagelanger Einwirkung der Dunkelheit eine mittlere Pigmentstellung entwickeln. Es würde das mit den Erfahrungen übereinstimmen, die E. Fick[1]

[1] Ueber Lichtwirkung auf die Netzhaut des Frosches. Ber. d. ophthalmolog. Gesellsch. zu Heidelberg 1889.

kürzlich am Netzhautpigment des Frosches gemacht hat. Ein weiterer Umstand, auf den zu achten ist, liegt in dem Gesundheitszustand der Thiere. Ich habe die Erfahrung gemacht, dass matte, dem Absterben nahe Thiere keine Pigmentverschiebung mehr zeigen.

A. Insecten.

1. Käfer. Ausser bei unserem Leuchtkäferchen habe ich noch bei Cantharis fusca (Telephorus) die Pigmentverschiebung beobachtet. (Vgl. Taf. I, Fig. 9, *A* von einem Dunkel-, *B* von einem Lichtthiere.) Dieser Käfer hat auch ein unzweifelhaftes Superpositionsbild, und die Lage des Irispigmentes ist am Dunkelauge ganz ähnlich der des Dunkelauges von Lampyris. Bei den besonnten Augen ist das Pigment zwischen den Kegeln fast ganz verschwunden und ist nach hinten gerückt, während beim Dunkelauge die Zwischenräume zwischen den Kegeln ganz mit Pigment erfüllt sind.

Ich untersuchte zwei Lichtaugen und ein Dunkelauge des Rosenkäfers (Cetonia) und fand keinen Unterschied in der Lage des Irispigmentes, obwohl der Bau des Auges im Uebrigen einen solchen erwarten liess. Das Pigment hört nämlich mit einer auffallend scharfen Grenze, etwa in der Ebene der Kegelspitzen auf und erfüllt die Räume zwischen den Kegeln. Da ich, als ich diese Thiere untersuchte, über den Unterschied der Tag- und Nachtaugen noch nicht klar war, so glaubte ich den Mangel an Pigmentverschiebung individuellen Eigenthümlichkeiten der Thiere zuschreiben zu müssen, umsomehr, als ich eine so scharfe rückwärtige Grenze des Pigmentes nur bei Dunkelaugen anderer Thiere gesehen hatte. Ich schnitt deshalb noch die Augen eines nahen kleineren Verwandten des Rosenkäfers, nämlich die von Tropinota hirtella (Fig. 23, Taf. III), fand die Augen ganz ähnlich gebaut jenen des ersteren, aber, obgleich ich drei Licht- und drei Dunkelthiere untersuchte, keine Spur einer Verschiebung des Irispigmentes. Nun sind die Rosenkäfer, sowie ihre kleineren Verwandten exquisite Tagthiere, fast möchte ich sagen Sonnenthiere, denn sie fliegen im hellsten Sonnenschein und bringen die Nacht in Blumen u. dgl. eingegraben, anscheinend schlafend zu. Damit hängt es wohl zusammen, dass sie keine Pigmentverschiebung zeigen. Auffallend ist nur, dass sie dabei den Bau des Auges haben, der für ein Superpositionsbild spricht, nämlich einen pigmentlosen Zwischenraum zwischen der Retina und den Kegeln. Freilich kann hier wieder die Frage aufgeworfen werden, wo die empfindliche Schichte der Netzhaut ist, ob im oberen, verdickten, knopfartigen Ende des Sehstabes, oder in der unteren, langen Anschwellung desselben. Nur im letzteren Falle könnte von einem Superpositionsbild die Rede sein. Nun sind aber sehr nahe Verwandte der in Rede stehenden Käfer Nachtthiere, z. B. die Juni- und die Maikäfer. Ich möchte daraus den Schluss ziehen, dass wir es bei Cetonia und Tropinota mit Augen zu thun haben, welche

vor vielen Generationen Nachtaugen waren, wie jene des verwandten Maikäfers. Erst spät sind die Thiere Tagthiere geworden, das Auge hat sein Superpositionsbild behalten, hat aber die Fähigkeit, durch das Irispigment die relative Helligkeit des Netzhautbildes stark zu variiren, eingebüsst.

So kann man dem Auge gleichsam die Geschichte der Cetonien ablesen, die andererweise wiedergespiegelt wird, z. B. in den Worten, mit denen Taschenberg in Brehm's Thierleben das Capitel von diesen Käfern einleitet:

„Die letzte . . . Sippe" (der Lamellicornia) „bilden die honigliebenden Cetoniden . . . Thiere, welche nicht scheu vor dem Lichte das nächtliche Dunkel abwarten, um aus ihren Verstecken hervorzukommen, sondern als Freunde desselben die Kinder des Lichtes, die duftenden Blumen und blühenden Sträucher aufsuchen, um in Gesellschaft der bunten Schmetterlinge, der lustigen Fliegen und ewig geschäftiger Immen den Pollen zu verzehren."

Ferner habe ich zwei Schwimmkäfer und einen Wasserkäfer mit positivem Erfolg auf die Pigmentverschiebung untersucht. Es waren diese Versuche die ersten, die ich überhaupt gemacht habe, um meine Vermuthung von einer Pigmentwanderung zu prüfen.

Sie sind bereits kurz publicirt worden.[1] Bei Dyticus marginalis füllt das Irispigment am Dunkelauge, Fig. 7, Taf. I, die Räume zwischen den Krystallkegeln und lässt die Spitzen derselben soweit frei, dass Strahlen auch in nennenswerther Neigung gegen die Axe aus derselben austreten können. Am Lichtauge Fig. 6, Taf. I, ist der Raum zwischen den Kegeln immer noch reichlich mit Pigment versehen, aber ein grosser Theil desselben hat sich nach rückwärts geschoben und überzieht den Sehstab circa auf die Länge eines Krystallkegels. Jetzt können nur mehr Strahlen, welche fast parallel der optischen Axe den Kegel verlassen, weiter verlaufen, ohne von den Pigmentscheiden absorbirt zu werden. Nahezu genau so zeigen meine Präparate die Verhältnisse bei Colymbetes fuscus (Fig. 16, Taf. II, A Dunkelauge, B Lichtauge).

Im optischen Effect gleichwerthig, in Aeusserlichkeiten etwas abweichend, ist das photomechanische Verhalten des Irispigmentes bei Hydrophilus piceus. Ich habe zahlreiche Licht- und Dunkelaugen geschnitten, da dieses Thier eine Eigenthümlichkeit zeigt, die geeignet ist, den mechanischen Vorgang der Pigmentverschiebung verständlicher zu machen. Im Dunkelauge (Fig. 13, Taf. II) ist das Pigment in compacte Massen zwischen den Kegeln, ihrer ganzen Länge nach, so angehäuft, dass man recht dünne Schnitte vor sich haben muss, will man überhaupt die Kegel zu Gesicht bekommen. Horizontalschnitte aber zeigen, was man an Verticalschnitten kaum zu vermuthen wagt, dass jeder Kegelspitze eine runde Pigmentöffnung entspricht, durch welche das Licht zu der ziemlich entfernten

[1] Durch Licht bedingte Verschiebung des Pigmentes im Insectenauge, und deren physiologische Bedeutung. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. XCVIII. Abth. III, März 1889.

Netzhaut gelangt und ein Superpositionsbild zu entwerfen vermag. Der Raum zwischen Netzhaut und den Krystallkegeln ist bei den Facettenaugen der meisten Thiere von dem Sehstab, beziehungsweise dessen schmaler vorderer Fortsetzung durchzogen, welche sich an die Kegelspitze ansetzt. Von diesen radiär verlaufenden Gebilden ist im Hydrophilusauge nichts zu sehen; die Netzhaut hängt mit dem dioptrischen Apparat gar nicht zusammen (ich konnte wenigstens keine solche Verbindung finden), hingegen ist hier der genannte Raum durch zahlreiche mehr oder weniger parallel der Oberfläche oder schief gegen dieselbe ansteigende Fäden durchzogen, welche ein succulentes Aussehen haben und deren musculöse Natur nicht ausgeschlossen erscheint.

An der Peripherie des Auges pflegen diese Fasern fächerförmig gegen die Pigmentschichte auszustrahlen; ich habe auch Stellen gefunden, wo sie radiär von der Netzhaut direct gegen das Irispigment aufstiegen. Ich halte es aber nach meinen Präparaten für ausgeschlossen, dass alle Fasern ursprünglich so verlaufen, und dass sie erst durch die Präparation des Auges in die schrägen und der Cornea parallelen Lagen gekommen sind; dazu wäre schon ihre Länge zu gross. Ueberall nun sieht man die Fasern vorne in das Pigment übergehen, und zwar stehen sie hier mit kleinen kegelförmigen Fortsätzen der Pigmentlage in continuirlichem Zusammenhange. Das Schicksal des anderen Endes der Faser habe ich nur an solchen Stellen erkannt, wo sie mehr oder weniger direct zur Pigmentlage aufsteigen. Da hängen die centralen Enden mit der Netzhaut zusammen, und zwar, wie es scheint, sehr innig und fest.

Im Lichtauge (Fig. 14, Taf. II) fehlt das Pigment zwischen den Krystallkegeln bis auf wenige, wie es scheint in verzweigten Fortsätzen von Pigmentzellen liegende Reste, so dass man jetzt auch an dicken Schnitten bequem die Kegel zu sehen bekommt. Das Pigment liegt nun in der Höhe der Kegelspitzen angehäuft und reicht eine nennenswerthe Strecke nach rückwärts. Da die Dimensionen nicht nur des Gesammtauges, sondern auch der Netzhaut dieselben geblieben sind, so muss der Raum zwischen der Pigmentlage und der Netzhaut, also der Raum, in welchem die fraglichen Fasern verlaufen, kleiner geworden sein, die Fasermasse ist zusammengedrängt. Die kegelförmigen pigmentirten Enden der Fasern sind mit der Pigmentschichte nach rückwärts gerückt. Es fragt sich nun: Will man annehmen, dass die Pigmentzellen, indem sie etwa die Krystallkegel als Stützpunkt benützen, sich nach rückwärts schieben und die mit ihnen verschmolzenen Fasern vor sich her drängen, oder will man annehmen, dass die Fasern sich contrahiren und, da sie nach längerem oder kürzerem, directerem oder schrägerem Verlauf doch von der Netzhaut entspringen, ihre Insertionspunkte an den Pigmentzellen nach rückwärts ziehen? Die letztere Annahme wird sehr wesentlich unterstützt durch die Verhältnisse an Schmetterlingsaugen, von denen alsbald die Rede sein soll. Acceptirt man sie, dann muss man diese Fasern wohl als organische Muskelfasern betrachten.

Hat ja schon Leydig bei Schmetterlingen solche beschrieben und l. c. abgebildet.

Es scheint mir also wahrscheinlich, dass das Irispigment in Folge der Lichtwirkung durch organische Muskelfasern nach rückwärts gezogen wird, wenigstens bei gewissen Thieren. Doch will ich nicht unerwähnt lassen, dass es Thiere gibt, bei denen man grosse Schwierigkeiten hätte, die fraglichen Muskeln anatomisch nachzuweisen, und doch ist die Lichtwirkung vorhanden. Es sind das insbesondere die Krebse, bei denen ich trotz der schönsten photomechanischen Wirkung Muskelfasern durchaus nicht aufzufinden vermag.

2. Schmetterlinge. Die Verschiebung des Irispigmentes fand ich, wie zu erwarten war, nur bei Nachtschmetterlingen, hier ist sie aber von ausgezeichneter Deutlichkeit. Die fragliche Muskelfaser setzt sich im Dunkelauge an eine langgestreckte Pigmentzelle, die zwischen den Kegeln liegt und die Spitze derselben kaum oder wenig überragt (Taf. IV, Fig. 29), indem sie mit dieser eine continuirliche Masse zu bilden scheint. Im Lichtauge ist die Pigmentzelle in die Länge gestreckt und weit nach hinten gezogen, so dass nur ihr vorderes Ende noch zwischen den Kegeln liegt, die Hauptmasse aber in dem Raum zwischen Netzhaut und dioptrischem Apparat (Taf. IV, Fig. 28).

An der Kupferglucke Lasiocampa (Gastropacha) quercifolia habe ich folgenden Versuch zweimal mit demselben Erfolg ausgeführt. Das Thier wurde im Dunkeln gehalten, dann bei möglichst geringem Lichtscheine der Kopf halbirt, die eine Hälfte mit dem daran befindlichen Auge in Alkohol gelegt und nun das Thier, dessen Leben kaum geschädigt erschien, in die Sonne gesetzt. Nach Verlauf von circa einer halben Stunde wurde es in Alkohol getödtet; die gehärteten Augen zeigten nun auf Schnitten die ausgiebigste Pigmentverschiebung (Fig. 28, Taf. IV von dem zweiten Auge, Fig. 29 vom Dunkelauge). Einen ganz ebensolchen Versuch mit demselben Erfolg habe ich noch an einem anderen Abendschmetterling (wahrscheinlich Leucoma) ausgeführt.

An einer ganzen Reihe kleinerer Nachtschmetterlinge (Spilosoma oder Porthesia und ihren braunen Verwandten) habe ich mich von der Pigmentverschiebung in der gewöhnlichen Weise überzeugt, indem ich von zwei gleichen Exemplaren das eine im Dunkeln, das andere in der Sonne tödtete und dann die Augen schnitt (vgl. Fig. 30 u. 31, Taf. IV). Ueberall finden sich jene in die Pigmentzellen übergehenden Fasern, die als Muskelfasern aufzufassen sind und die Analoga zu den Muskelfasern bilden, welche die Chromathophoren der Cephalopoden auszerren und dadurch Farbenveränderungen in deren Haut hervorrufen; dieselben, schon längere Zeit bekannt, wurden von Brücke[1] zuerst elektrisch gereizt, und in neuerer Zeit von Klemensiewicz genauer studirt.[2]

---

[1] Sitzber. der Wiener Akad. d. Wiss. 1852, Bd. VIII.

[2] Ebenda, Bd. LXXVIII, Abth. III.

Mit der erwähnten localen Wirkung des Lichtes hängt es zusammen, dass man, wenn auf den Beleuchtungszustand des Auges bei der Tödtung des Schmetterlings nicht geachtet wurde, gelegentlich einen Theil des Irispigmentes in der Licht-, einen anderen in der Dunkelstellung findet. So sah ich es z. B. bei einem rothen Ordensband (Catocala nupta), Taf. II, Fig. 15.

B. Krebse.

Nicht weniger sicher lässt sich die Lichtwirkung auf das Irispigment bei einer Reihe von Krebsen nachweisen. Ein Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel machte es mir möglich, eine nennenswerthe Reihe von Krabben und Langschwänzern in dieser Richtung zu untersuchen. Bei der grössten Mehrzahl der Thiere fand ich unzweifelhafte photomechanische Wirkung, bei einigen aber vermisste ich dieselbe. Dass diese Verschiedenheit auch mit der Lebensweise zusammenhängt, ist zwar kaum zu bezweifeln, den Nachweis dafür kann ich aber schon deshalb nicht bringen, weil ich in Büchern nahezu keine Angaben darüber finde, ob diese oder jene Species Tag- oder Nachtthier ist. Die Sache wird hier noch dadurch complicirt, dass die Helligkeiten, für welche das Auge eines Seekrebses eingerichtet sein muss, auch mit der Tiefe, in der er lebt, variirt, und dass zu erwarten ist, das Auge vermöge sich verschiedenen Helligkeiten zu adaptiren, wenn der Krebs, selbst als ausschliessliches Tagthier, die Fähigkeit hat, abwechselnd in verschiedenen Tiefen zu leben und seine Beute zu erjagen.

Verschiebung des Irispigmentes durch Lichtwirkung habe ich beobachtet bei:

Palämon (Taf. V, Fig. 51 u. 52). Im Dunkelauge liegt das Pigment gänzlich zwischen den Krystallkegeln. Als solche bezeichne ich die stark lichtbrechenden Antheile des Facettengliedes, die ihrer Lage und wohl auch ihrer Function nach den Kegeln der Insecten entsprechen; sie sind die Abtheilungen, welche Max Schultze mit K''' bezeichnet.[1] Dieser Autor fasst nämlich das ganze zwischen Cornea und Retina gelegene, allerdings näherungsweise kegelförmige Segment als Krystallkegel auf und unterscheidet mehrere Abschnitte desselben.

Das Irispigment hat bei Palaemon eine recht scharfe vordere und hintere Grenze, und liegt den Kegeln in dünner Lage hart an. Schon mit freiem Auge kann man an Schnitten die sehr beträchtliche Lageveränderung des Pigmentes am Lichtauge erkennen. Dasselbe bildet jetzt eine dunkle Zone, die weit hinter dem Krystallkegel liegt, ja geradezu in die Nähe der Retina gewandert ist. Die Kegel sind ganz pigmentfrei. Auch in dieser neuen Lage ist die vordere und hintere Grenze des Pigmentes eine scharfe. An Quer- und Schiefschnitten gegen die Axen des Facettengliedes erkennt man, dass die Pigmentlage bienenwabenartig durchlöchert ist. Durch diese Bohrungen gehen die eigenthümlichen Stränge hindurch, die, zu je vieren

[1] Unters. über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten. Bonn 1868.

vereinigt, die Fortsetzung der selbst aus vier prismatischen Stücken bestehenden Krystallkegel bilden.

Zur Ergänzung der genannten Abbildungen, von denen die eine einem über Nacht im Dunkelzimmer gehaltenen, die andere einem Thiere angehört, welches längere Zeit dem directen Sonnenschein ausgesetzt war, steht mir ferner das Auge eines Palämon zur Verfügung, von dem ich eine Abbildung nicht gebe, und der im Hintergrunde eines von der Sonne nicht beschienenen Zimmers gehalten und getödtet worden war. Dieses Dämmerungsauge zeigt das Irispigment in einer Mittelstellung, wie das zu erwarten war.

Es liegt auf der Hand, dass die physiologische Wirkung dieser Art der Pigmentverschiebung, die sich von der bei Insecten beobachteten quantitativ und qualitativ unterscheidet, doch wesentlich dieselbe sein muss. Je näher das Pigment an die Retina rückt, desto spitziger wird der von dem centralen Ende eines Krystallkegels — diesen im oben angegebenen Sinne genommen — ausgehende Lichtkegel, der die Netzhaut noch erreicht, und es mag wohl sein, dass bei der extremsten Lichtstellung des Irispigmentes überhaupt fast nur ein Sehstab oder doch nur eine kleine Gruppe derselben von dem Lichte, das durch einen Kegel gegangen ist, getroffen wird. Falls es nur einer ist, so wäre dies eine wahre Lichtsonderung im Sinne von Joh. Müller, wobei der Kegel aber immer noch eine lichtsammelnde Wirkung dadurch ausübt, dass die von dem in seiner Axe gelegenen Punkte des Gegenstandes ausgehenden und in ihn eindringenden Strahlen näherungsweise parallel gerichtet werden, das schmale Netzhautelement also in concentrirterem Zustande treffen, als wenn der Kegel nicht vorhanden wäre.

Bei der Languste (Palinurus, Taf. V, Fig. 50) fand ich keine unzweifelhafte Verschiedenheit in der Lage des Irispigmentes bei einem Thiere, das im diffusen Tageslicht getödtet wurde, und einem anderen, das im Dunkeln gehalten war. Doch ist zu bedenken, dass ersteres eben nicht im directen Sonnenlicht gewesen war, und dass die Tödtung des letzteren eine, wenn auch sehr schwache Beleuchtung erforderte, und bei der Wehrkraft dieser grossen Thiere nur mit einiger Vorsicht, also nach Verlauf von mindestens mehreren Secunden zu bewerkstelligen ist. Ich zweifle kaum, dass unter günstigeren Verhältnissen Differenzen am Irispigment zum Ausdrucke zu bringen sind.

Sehr schlagende Resultate ergab Nica edulis, deren Auge so viel Aehnlichkeit mit dem von Palämon einerseits und Sicyonia andererseits hat, dass ich eine Abbildung zu geben unterlasse. Das Dunkelauge zeigt das Irispigment zwischen den Kegeln, deren hintere Enden frei nach hinten herausragen; im Lichtauge hingegen ist dasselbe vollständig hinter die hinteren Enden der Kegel gerückt, und verhält sich da ähnlich wie bei Palämon, abgesehen davon, dass einzelne Pigmentfäden noch weiter nach hinten ragen.

Ueberaus lehrreich ist das Bild bei Sicyonia sculpta (Taf. V, Fig. 53 u. 54). Das Pigment wandert in Folge der Lichtwirkung, man möchte

sagen, durch das halbe Auge. Bei schwachen Vergrösserungen scheint es deshalb, als wären die Schichten des Auges ganz andere. Ich habe (Taf. IV, Fig. 39) drei Augensegmente dieses Thieres bei geringer Vergrösserung gezeichnet. *D* zeigt das Dunkelauge, *L* das Lichtauge und *A* dasselbe im auffallenden Lichte. In dem letzten Segmente sieht man also auf dunklem Grunde nur die Tapetumschichten und erkennt, dass das Iristapetum, wie dieses auch bei den anderen Krebsen der Fall ist, die Wanderung des Irispigmentes mitmacht.

Auch unser Flusskrebs (Astacus fluviatilis) zeigte nur schöne photomechanische Wirkung am Irispigmente, wenn er in gutem Zustande getödtet wurde. Hier rückte aber auf Lichtwirkung nicht alles Pigment, das im Dunkelauge zwischen den Kegeln lag, aus den Zwischenkegelräumen nach hinten, sondern es blieben da spärliche Reste zurück, während der grösste Theil in Form langer Hosen den Kegelscheiden entlang bis in die Nähe der Retina wanderte.

Keine Verschiebung des Irispigmentes zeigten von den Langschwänzern nur der Bärenkrebs (Scyllarus, Taf. III, Fig 25 und 26), und Peneus, dessen von mir untersuchte Exemplare überhaupt kein oder fast kein Irispigment besassen. Bei letzterem Thiere kann von einer photomechanischen Wirkung also nicht die Rede sein, bei Scyllarus aber dürfte eine solche wohl auffindbar sein, wenn man neuerdings Versuche darüber anstellen wollte. Da ich alle Augen der Seekrebse in Neapel conservirte und erst in Wien mikroskopisch untersuchte, so war mir eine Ueberprüfung meiner Resultate, die vielleicht durch besondere Empfindlichkeit oder Unempfindlichkeit einer Thierspecies gegen Licht oder andere hier in Betracht kommende Factoren theilweise getrübt sind, unmöglich.

Der Einsiedlerkrebs (Pagurus) zeigte sehr deutliche Verschiebung des Pigmentes. Während es im Dunkelauge ausschliesslich zwischen den Kegeln liegt, mit der Hauptmasse in der Flucht vor deren hinteren Hälften, und die Spitzen frei nach rückwärts ragen lässt, hat es sich im Lichtauge um die Kegellänge nach der Netzhaut gezogen, allerdings ohne seinen Platz zwischen den Kegeln vollständig zu räumen. Es steht auch in dieser Beziehung Pagurus zwischen den Lang- und den Kurzschwänzern, denn, wie ich gleich zu schildern haben werde, kommt eine Pigmentwanderung in geschlossener Masse, wie das bei den meisten Langschwänzern der Fall ist, bei den Krabben nicht vor. Hier tritt vielmehr eine nach rückwärts gerichtete Pigmentausbreitung ein.

Ein Blick auf die Abbildungen der Licht- und Dunkelaugen von Kurzschwänzern zeigt, was ich mit dieser Pigmentausbreitung nach rückwärts meine. So ist Fig. 55, Taf. V, einem Dunkelauge von Dromia entnommen, während Fig. 56 einem Exemplar derselben Species angehört, das im diffusen Tageslicht gehalten war. Also schon bei dieser mässigen Lichteinwirkung rückt das Pigment weit nach rückwärts, lässt aber Reste da zurück, wo es in toto im Dunkelauge gelegen war, und — was für diese Kurzschwänzer

so charakteristisch ist — das nach rückwärts wandernde Irispigment verschmilzt mit dem nach vorne gewanderten Retinapigment zu einer continuirlichen, wenn auch nicht dichten Pigmentscheide des Sehstabes und seiner Fortsetzung.

Bei Maja (Taf. IV, Fig. 41 und 42) ist eine Pigmentverschiebung im selben Sinne vorhanden, aber von geringem Grade. Die Kerne, welche dem vorderen Ende des Sehstabes angehören, sind im Lichtauge von Pigment umhüllt, im Dunkelauge nicht oder doch viel weniger dicht.

Ganz ähnlich wie Dromia verhält sich Galathea (Taf. V, Fig. 45 u. 46). Auch hier ist eine Pigmentwanderung vorhanden, die zu einer Verschmelzung von Iris- und Retinapigment geführt hat.

Auch bei Pisa (Taf. V, Fig. 48 und 49) tritt eine solche Verschmelzung ein, doch unterscheidet sich das Auge dieses Thieres von dem anderer Krabben dadurch, dass — wie bei Langschwänzern — alles Irispigment in Folge von Lichtwirkung die Zwischenkegelräume verlässt. Diese Pigmentverschiebung wird noch auffallender dadurch, dass auch die vordere Anschwellung des Sehstabes eine beträchtliche Strecke nach hinten rückt. Man sieht dann einen langen Verbindungsfaden zwischen Kegelspitze und Sehstab, der im Dunkelauge nicht sichtbar ist. Da ich bei keinem anderen Thiere Derartiges beobachtete, so läge der Gedanke nahe, dass man es hier mit dem Ausdrucke einer Quellung oder Schrumpfung beim Härten oder einer Zerrung beim Schneiden zu thun habe. Es scheint mir das aber nicht der Fall zu sein, wie ich aus verschiedenen Umständen, auf die ich hier nicht näher eingehen zu sollen glaube, vermuthe.

Eigenthümlicher ist die Verschiebung des Irispigmentes bei Portunus (Taf. IV, Fig. 37 und 38). Hier zieht es sich als ziemlich compacte Masse eine kurze Strecke weit den Sehstab entlang, seine vordere Anschwellung einhüllend.

Auch Carcinus maenas zeigt unzweifelhafte photomechanische Erscheinungen am Irispigment.

Squilla mantis liess mich keine Verschiebungen des Pigmentes erkennen.

IV. CAPITEL.

Das Netzhautbild verschiedener Insecten und Krebse.

Die zwei geschilderten Formen zusammengesetzter Augen von Limulus und Lampyris bilden Typen, auf welche sich fast alle von mir anatomisch und optisch studirten zusammengesetzten Sehorgane der Arthropoden zurückführen lassen, trotz der enormen Mannigfaltigkeit derselben. In den unten zu besprechenden Mischformen, welche man vielleicht als besonderen Typus auffassen könnte, sehe ich gerade eine Bekräftigung dafür, jene beiden als Urtypen betrachten zu sollen.

Der wesentlichste und anatomisch leicht festzustellende Unterschied der beiden Augenformen ist die in der geschilderten Functionsweise begründete Lage der Netzhaut, wenigstens insoferne, als 1. ein Superpositionsbild nur möglich ist in Augen, in denen sich zwischen dem dioptrischen Apparat und der empfindlichen Schichte der Netzhaut eine dickere Lage durchsichtigen Gewebes in einer solchen Anordnung findet, dass ein Netzhautelement von Strahlen, die aus mehreren Kegelspitzen austreten, getroffen werden kann, und 2. ein Auge, dessen Netzhautelemente sich in nächster Nähe der Kegelspitzen befinden, ein Appositionsbild entwerfen kann.

Nun sind die Netzhautelemente, als welche ich das betrachte, was man früher Sehstab nannte, und was Grenacher das Rhabdom mit den Retinulazellen nennt, bei sehr vielen Thieren lange, und reichen vom Kegel angefangen so weit nach hinten, dass ihre vorderen Antheile einem appositionellen Bilde, die hinteren aber ganz wohl einem superponirten entsprechen können. Sie thun dies wohl theilweise in der That, wie ich unten besprechen werde. Hier genügt uns vorläufig der Satz, dass eine an die Kegel sich anschliessende Retinula auf ein Appositionsbild, eine entfernte auf ein Superpositionsbild hindeutet.

Auch im optischen Verhalten gibt es Merkmale, die beiden Augentypen ohne eingehende Untersuchung zu unterscheiden. Kappt man ein frisches oder ein gehärtetes Auge ab, so hindert gewöhnlich das hinter dem dioptrischen Apparate gelegene Gewebe und besonders das Pigment am Anblicke des Netzhautbildes. Doch pflegen dann wenigstens ein Paar

Kegelspitzen so frei zu liegen, dass man die aus ihnen tretenden Strahlen beobachten kann. Hat man dann als Lichtquelle zwei leuchtende Punkte aufgestellt, so weichen 1. die ihnen zugehörenden Strahlenbündel hinter den Kegeln auseinander, kreuzen sich in der Gegend der Kegelspitze, um vor derselben wieder scheinbar zu divergiren; hinter der Kegelspitze verschwindet das rechte Strahlenbündel, falls man den rechten Lichtpunkt abblendet: wenn dem Auge ein Superpositionsbild angehört. 2. Die Strahlenbündel oder die Axen der Strahlenkegel divergiren aber wenig oder gar nicht und es verschwindet hinter dem Kegel das rechte Lichtbündel, falls man den linken Lichtpunkt verdeckt: wenn man es mit einem Appositionsbild zu thun hat. Oder, falls dieses Mittel, was bei gewissen Augen vorkommt, im Stiche lässt, benützt man einen Lichtpunkt als Object, sieht dann unter dem Mikroskope jedem Kegel entsprechend einen hellen Punkt näherungsweise in der Ebene des dioptrischen Apparates und erkennt bei Drehung der Stellschraube im Sinne einer Annäherung an die Netzhaut die von diesen Punkten weiter verlaufenden Strahlenbündel als untereinander stark convergirend oder nur kaum merklich convergirend, je nachdem man es mit einem Superpositionsbilde oder einem Appositionsbilde zu thun hat. Die Ursache dieses Verhaltens ergibt sich aus dem oben für die beiden Augentypen dargelegten Strahlenverlauf.

Am besten ist es natürlich, wenn ein das Bild deckendes Gewebe nicht hinter dem optischen Apparate liegt, und man die Frage nach dem Augentypus dadurch beantworten kann, dass man sich von der Abwesenheit oder Anwesenheit des superponirten Netzhautbildes direct unter dem Mikroskope überzeugt. Das Thier wird ein bis zwei Stunden im Dunkeln gehalten, dann das Auge in einer solchen Tiefe abgekappt, dass das Netzhautpigment im Augenhintergrund zurückbleibt, das Auge am hängenden Tropfen unter das Mikroskop gebracht. Man sieht dann die hellen Spitzenflächen der einzelnen Facettenglieder. Hebt man nun den Tubus, so fliessen die Zerstreuungskreise dieser Lichtpunkte zu dem Superpositionsbild zusammen, wenn ein solches vorhanden ist. Dasselbe pflegt bei dieser Präparationsweise freilich nicht sehr deutlich zu sein, da abfallendes Pigment, Unordnung in den losen Krystallkegeln, wohl auch Trübung des dahintergelegenen Gewebes das Bild stört; aber als solches wird es doch, falls es überhaupt existirt, häufig zu erkennen sein, besonders wenn man zwischen Auge und Spiegel des Mikroskopes einen Gegenstand (Stift) hin und her bewegt. Hat man es mit einem Appositionsbilde zu thun, so gewahrt man bei Verschiebung eines dunklen Objectes vor dem Auge, wie die hellen Stellen, welche den einzelnen Facettengliedern entsprechen, der Reihe nach verschwinden, und zwar in dem Sinne eines aufrechten Netzhautbildes.

A. Superpositionsbilder.

1. Käfer. Da sind zunächst jene Käfer anzuführen, welche, wie das Leuchtkäferchen, Krystallkegel haben, die mit der Hornhaut verwachsen

sind. An ihnen ist der Nachweis des Superpositionsbildes leicht, da der ganze dioptrische Apparat abgepinselt werden kann.

Es ist schon bekannt, dass ausser bei Lampyris auch bei Telephorus und Elater noctilucus diese Verwachsung vorkommt. Ich überzeugte mich von der Richtigkeit dieser Angabe für Elater an einem getrockneten Exemplare, das mir von dem k. k. naturhistorischen Hofmuseum zur Verfügung gestellt worden war; zu optischen Untersuchungen war es nicht mehr geeignet. Doch verdanke ich meinem Bruder Prof. Franz Exner ein Exemplar eines auch den Elateren zugehörigen Käfers, Agrypnus moertus, das er in Indien fing und in Alkohol conservirte. Dieses zeigt natürlich auch den vereinigten dioptrischen Apparat, und sein Auge, obwohl nun seit mehr als einem Jahre in Alkohol, entwirft das vollkommenste Superpositionsbild, das ich je gesehen habe. Es ist qualitativ in allen wesentlichen Punkten identisch mit dem Bilde von Lampyris, nur sind bei Erzeugung eines Bildpunktes viel mehr Kegeln in Verwendung wie bei diesem, das Bild also lichtstärker. Entsprechend der Grösse des Käfers ist auch die des Auges und demnach des Bildes, so dass ich bei diesem Käfer das aufrechte Netzhautbild mit freiem Auge sehe, ebenso das virtuelle verkehrte Bildchen, das an dem Orte des Netzhautbildes entsteht, wenn man das Licht in umgekehrter Richtung hindurchgehen lässt. Es ist selbstverständlich, dass das Auge abgepinselt und in der oben beschriebenen Weise montirt war. Ich zweifle, nach dem was ich von den Augen des amerikanischen Elater noctilucus gesehen habe, nicht, dass dieser Käfer ähnlich schöne Netzhautbilder haben wird.

In Amalfi habe ich ein Exemplar eines Leuchtkäferchens gefangen, das sich als Luciola italica herausstellte. Dasselbe zeigte mir auch ein Bildchen, das vielleicht etwas vollkommener als das unserer Lampyris spendidula war, übrigens ganz in derselben Weise zu Stande kam.

Von den Telephorus- oder Cantharisarten untersuchte ich Cantharis fusca, fand auch hier die Angabe von der Vereinigung des dioptrischen Apparates richtig und sah ein schönes Superpositionsbild, das sich von dem des Lampyris nicht nennenswerth unterscheidet. Nur sind etwas weniger Krystallkegel bei der Entwerfung eines Bildpunktes betheiligt. Auch von der Anwesenheit des verkehrten Bildes beim umgekehrten Strahlenverlauf überzeugte ich mich wieder; es ist dies der einfachste Beweis für die Gleichartigkeit der optischen Vorgänge; doch verabsäumte ich nicht, auch hier wieder die Untersuchung mit dem punktförmigen Objecte vorzunehmen.

Gerade dieselben Verhältnisse fand ich bei Cantharis rustica. Auch bei einem Verwandten dieses Käfers Rhagonycha melanura fand ich dieselben anatomischen Verhältnisse; dass die Verwachsung von Cornea und Krystallkegel bei ihm schon bekannt ist, weiss ich nicht. Selbstverständlich hatte die optische Untersuchung das gleiche Resultat. Bei diesem sehr kleinen Thiere mit stark gekrümmter Cornea ist natürlich die Zahl der einem Bildpunkte zugehörigen Facettenglieder auch ziemlich klein.

Viel schwieriger ist es, das Superpositionsbild bei jenen Insecten zu sehen, deren Kegel frei sind. Hier handelt es sich darum, diese beim Abkappen des Auges in ihrer natürlichen Lage zu erhalten und keine störenden Gewebe zwischen den Spitzen der Krystallkegel und dem Mikroskope zu lassen. Was speciell das Pigment betrifft, um das es sich hier hauptsächlich handelt, so geht aus dem oben über die Verschiebung des Irispigmentes Mitgetheilten hervor, welches Mittel anzuwenden ist, dasselbe bei der Beobachtung des Superpositionsbildes unschädlich zu machen.

Ich verfuhr demnach z. B. bei Hydrophilus piceus folgendermassen: die Thiere wurden aus ihrem erhellten Käfig in den dunkeln Raum gebracht (in Wasser), nach Ablauf von ein bis zwei Stunden wurde der Kopf abgeschnitten, und von directer Berührung geschützt in eine Kältemischung eingetragen. Wenn ich annehmen konnte, dass das Auge gefroren war, brachte ich das Ganze ans Licht, kappte mit einem gekühlten Rasirmesser das Auge in geringer Tiefe (damit von der Netzhaut nichts am Präparate bleibt) ab und brachte es in der oft geschilderten Anordnung, an einem Tropfen des Käferblutes hängend, unter das Mikroskop. Da thaut es natürlich auf. Unter solchen Umständen konnte ich mich von der Anwesenheit des Superpositionsbildes überzeugen, ebenso von der des virtuellen verkehrten Bildes, beide waren allerdings nicht schön, doch war das unter den gegebenen Verhältnissen nicht anders zu erwarten.

Das Auge des Hydrophilus unterscheidet sich recht bedeutend von dem der bisher besprochenen Käfer; es hat andererseits viele Aehnlichkeit mit dem anderer Insecten, so dass ich hier etwas näher auf dasselbe eingehen muss.[1] Der Unterschied liegt vor Allem in der Dicke der Cornea und der Grösse ihrer optischen Wirkung. Ich habe die Cornea in Fig. 13 und 14, Taf. II, welche dem Hydrophilus gewidmet sind, nicht gezeichnet und bitte den Leser, sich Corneafacetten daran zu denken, etwa von den Dimensionen der in Fig. 23, Taf. III, abgebildeten. Die Corneafacette ist ein Linsencylinder, der vorne und hinten eine kugelige Begrenzung hat. Da die vordere Corneafläche glatt ist und nicht wie bei vielen anderen Thieren jeder Facette eine Vorwölbung entspricht, so ist der Krümmungshalbmesser der vorderen Facettenfläche identisch mit dem der vorderen Corneafläche. Er ist in verschiedenen Abschnitten allerdings nicht genau derselbe und misst nach ophthalmometrischen Messungen, sowie nach Cirkelmessungen 1·4 Millimeter. Der Krümmungshalbmesser der hinteren Begrenzungsfläche beträgt nach Cirkelmessung an einem projicirten mikroskopischen Bilde 0·013 Millimeter. Diese Corneafacette entwirft, wenn sie vorne mit Luft, hinten mit Wasser in Berührung ist, ein umgekehrtes Bildchen, das 0·037 Millimeter hinter der zweiten Begrenzungsfläche liegt. Es treten also die Strahlen stark convergirend in den Krystallkegel ein.

---

[1] Vgl. meine Abhandlung: Das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Wiener akad. Sitzber. Bd. LXXII, Abth. III, 1875.

Dieser ist auch nach dem Principe des Linsencylinders gebaut, nur scheint er von geringerer brechender Kraft zu sein, als die Cornea.

Ich habe mich davon überzeugt, indem ich sah, dass er auch nach Abtragung der Spitze noch deutliche Bildchen entwarf, dass er bei Untersuchung mit dem Mikrorefractometer das Licht, welches senkrecht auf seine Axe hindurchdringt, so stark ablenkte, wie es ein gleichgeformter Körper thun würde, wenn er den Brechungsindex von 1·559 hätte. (Die verschiedenen Kegel zeigen nicht ganz gleiche optische Eigenschaften, so dass ich einen Mittelwerth wähle). Erinnern wir uns, dass die überaus compacte Chitinmasse des Limulusauges einen Brechungsindex von 1·535 hat, so wird man lieber annehmen wollen, dass jene starke Brechung einer Schichtung nach Art eines Linsencylinders zuzuschreiben sei. Ferner zeigen abgestutzte Stücke der Kegel, ohne die Spitzenfläche mit dem Mikrorefractometer geprüft, noch deutliche Strahlen — sammelnde Wirkung, ja entwerfen schöne Bildchen, so dass ein Zweifel über ihre Natur als Linsencylinder nicht mehr bestehen kann.

Die Corneafacette und der Krystallkegel zusammen bilden also auch hier ein astronomisches Fernrohr, und die brechende Kraft desselben wird theils durch die kugelig gekrümmten Flächen, theils durch den geschichteten Bau aufgebracht. Die Hauptrolle dabei spielt die Corneafacette, denn dieselbe wirkt, wie gesagt, als Linse von sehr geringer Brennweite. Unter den natürlichen Verhältnissen schliesst sich hart an die hintere Corneafläche der Krystallkegel an. Dieser hat eine vordere concave Fläche, welche das Bildchen also nach hinten verschieben muss. So entsteht es zweifelsohne im Krystallkegel wie bei Lampyris, und der Ort desselben entspricht dem Brennpunkt in einem Linsencylinder von der doppelten Länge seiner Brennweite. (S. die physik. Einleitung.) Die Function der zweiten Hälfte dieses Linsencylinders übernimmt bei diesem Käfer wohl zum grossen Theile die sogenannte Spitze des Krystallkegels als gekrümmte Fläche. Da sie eine kugelige Begrenzungsfläche von sehr kleinem Radius darstellt, so muss ihr eine so starke Wirkung zugeschrieben werden, umsomehr, als die Linsencylinderwirkung des Kegels nicht bedeutend ist.

Der Querschnitt durch den hinteren Theil der Corneafacette ist ein sehr nennenswerth grösserer, als der Querschnitt durch den vordersten Theil des Krystallkegels. Es ist also die Möglichkeit gegeben, dass Lichtstrahlen durch die Randtheile der hinteren Begrenzungsfläche der Cornea austreten und gar nicht in den Kegel gelangen. Es sind das also jene Strahlen, die theils vom Irispigmente absorbirt, theils aus dem Auge zurückreflectirt werden, und diesem dadurch jenen eigenthümlichen Schimmer verleihen. Es war oben gelegentlich der katoptrischen Wirkung der Krystallkegel von ihm die Rede.

Kehren wir nun zu den Superpositionsbildern, die bei Käfern beobachtet werden können, zurück. Ein wenigstens unzweifelhaft erkennbares Netzhautbild dieser Art sah ich bei Rosenkäfern, und zwar bei Cetonia

affinis, Cetonia metallica und deren Verwandten Tropinota hirtella. Ich sah es im frischen Zustande, wenn es mir gelang, das Auge ohne die Kegel in Unordnung zu bringen, gerade in einer solchen Tiefe abzukappen, dass das Retinapigment nicht mehr im Präparate enthalten war. Der Augenabschnitt wurde dann in der üblichen Weise im hängenden Tropfen aus Glycerin vom Brechungsindex des Käferblutes unter das Mikroskop gebracht. Bei manchen Exemplaren des letztgenannten Käfers stand das Bild an Schönheit nicht nennenswerth dem von Lampyris nach. Die Fasermasse, welche zwischen Kegeln und Retina ausgespannt ist und die an dem Präparat zwischen dem dioptrischen Apparate und Bild liegt, muss natürlich im Allgemeinen letzteres schädigen, da dieses Gewebe die Durchsichtigkeit verliert, die es unzweifelhaft im Leben hat. Trotzdem gelang es mir z. B. bei Tropinota alle jene Bilder der Reihe nach zu sehen, die ich in den Fig. 2 bis 5, Taf. I, von Lampyris abgebildet habe. Man sieht die Vereinigung der Strahlen in dem freilich etwas verwaschenen Bildpunkt, der aber sogar auch dieselbe Interferenzzeichnung hat wie beim Leuchtkäferchen. Es waren die Rosenkäfer die ersten Insecten, an denen ich nach Lampyris das aufrechte Netzhautbild fand. Jetzt glaube ich zu wissen, woher das rühren dürfte. Bei Besprechung des Irispigmentes habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass dasselbe bei diesen Thieren ungefähr in der Flucht der Kegelspitzen mit scharfer Grenze aufhört. Diese ragen also in den ganz pigmentlosen „Glaskörperraum" hinein, wie dies bei anderen Insecten nur in der Nachstellung des Irispigmentes der Fall zu sein pflegt. Das ist offenbar ein günstiger Umstand zur Wahrnehmung des Netzhautbildes unter dem Mikroskop.

Die Rosenkäfer und ihre Verwandten haben verhältnissmässig sehr dicke Corneafacetten, welche dementsprechend als starke Linsencylinder wirken. Pinselte ich das Auge einer Cetonia ab, so sah ich bei normaler Montirung natürlich auch wieder ein verkehrtes Bildchen der äusseren Objecte in jeder Facette. Dasselbe liegt in nächster Nähe der hinteren Corneafläche, vielleicht noch etwas vor derselben. Benützte ich als Object zwei Lichtpunkte, so konnte festgestellt werden, dass die Axen der beiden sehr spitzen Strahlenkegel, die von den Bildpunkten nach hinten verlaufen, nicht merklich divergirten. Es entspricht demnach die optische Wirkung der Corneafacette näherungsweise einem Linsencylinder von der Länge seiner Brennweite (selbst in Damarlack eingebettet liegt das Bild der Corneafacette in nächster Nähe ihrer hinteren Fläche), und es ist sehr wohl möglich, dass der Rest der noch nöthigen optischen Wirkung fast ausschliesslich von der kugelig gekrümmten Spitzenfläche des sehr kleinen, man möchte fast sagen, rudimentären Krystallkegels aufgebracht wird. Dieser kleine Krystallkegel bewirkt es auch, dass der Rosenkäfer, obgleich er ein Superpositionsbild hat und sein Irispigment einer photomechanischen Wirkung merklich unzugänglich ist, auch in der grellen Sonnenbeleuchtung keine zu starke Netzhautreizung erleidet. Ich habe ja gelegentlich der optischen Wirkungen

der Kegel (S. 59) auf die Bedeutung des Grössenverhältnisses von Corneafacette und Krystallkegel hingewiesen. Ganz ähnlich wie bei Cetonia und Tropinota fand ich sowohl den Bau des Auges, als auch die optischen Verhältnisse bei Oryctes rhinoceros (Lin.).

2. Schmetterlinge. Superpositionsbilder sind hier nur bei Nachtthieren zu erwarten. Versuche, die Augen von im Dunkeln gehaltenen Thieren gefrieren zu lassen, dann abzukappen und das Netzhautbild so direct zu beobachten, habe ich nicht gemacht. Es schien mir überflüssig, da ich an Spiritusexemplaren von im Dunkeln gehaltenen Schmetterlingen, wenn auch nicht schöne, so doch ihre Existenz hinlänglich beweisende Netzhautbilder sah. Ich verfuhr dabei in der üblichen Weise und hellte das trübgewordene Gewebe des Glaskörperraumes durch Glycerin etwas auf.

Schön sind die Bilder freilich nicht, die ich so erhielt, ich musste mich begnügen, den verwaschenen Lichtpunkt, der das Bild einer Kerzenflamme war, bei Verschiebung der Kerze in dem Sinne eines aufrechten Netzhautbildes wandern zu sehen oder mich davon zu überzeugen, dass bei Verwendung eines leuchtenden Punktes als Gegenstand die aus einigen Krystallkegeln austretenden Strahlen nach hinten convergiren, oder dass bei Verwendung zweier Bildpunkte die beiden aus einer Kegelspitze austretenden Strahlen nach hinten im Sinne des Superpositionsbildes divergiren, u. s. w.

Ich sah dieses bei Sphinx convolvuli und bei vier kleinen Nachtfaltern: Porthesia, Ocneria rubea, Leucoma salicis und Cnophria quadra.

Es scheint mir demnach der allgemeine Satz gerechtfertigt, dass jene Nacht- und Dämmerungsfalter mit eukonen Augen, deren Sehstäbe wenigstens in ihren breiten Antheilen (vgl. Fig. 15, Taf. II, Fig. 28, 30, 31, Taf. IV) eine wohl ausgebildete und vom dioptrischen Apparat abstehende Retina bilden (z. B. auch der am Tage fliegende Abendfalter Macroglossa), ganz allgemein Superpositionsbilder haben. Nur so wird die hier besonders stark entwickelte Verschiebbarkeit des Irispigmentes verständlich, jede andere Auffassung dieser Augen stellt uns, soviel ich sehen kann, vor ein Räthsel, so dass ich, wie schon einmal hervorgehoben, den Nachweis dieser eigenthümlichen Pigmentverschiebung als Wahrscheinlichkeitsgrund für die Annahme eines Superpositionsbildes ansehen muss. Schwerer wiegt überdies die Erscheinung des Augenleuchtens, auf die ich erst später zu sprechen komme, und welche auf die optischen Vorgänge, die im Auge stattfinden, sichere Schlüsse gestattet. Wir werden sehen, dass auch diese für ein Superpositionsbild spricht. Anatomisches, photomechanisches Verhalten, sowie die directe Beobachtung des Superpositionsbildes lassen also über den Augentypus dieser Nacht- und Abendfalter keinen Zweifel.

3. Krebse. Ich habe keinen Krebs gefunden, an dem ich das Superpositionsbild sehen konnte. Die Ursache davon liegt offenbar darin, dass nicht nur die Krystallkegel mit der Hornhaut nicht verwachsen, sondern

auch im höchsten Grade vergänglich, weich, fast zerfliessend sind. Schon viele Forscher haben bei der anatomischen Untersuchung mit diesen Schwierigkeiten zu kämpfen gehabt. Es ist deshalb nicht wunderbar, dass es mir trotz Gefrierens u. dgl. nicht gelang, den dioptrischen Apparat eines der hier in Betracht kommenden Krebse abgekappt und in genügend erhaltener Anordnung unter das Mikroskop zu bringen.

Trotzdem halte ich es für zweifellos, dass es auch viele Krebse gibt, deren Auge ein Superpositionsbild entwirft. Andere allerdings haben kein solches, sondern ein Appositionsbild, wie das von Limulus schon besprochen wurde. Es gibt aber Krebse, deren Auge so viele Aehnlichkeit mit dem jener Insecten hat, an denen ein Superpositionsbild theils nachgewiesen, theils sehr wahrscheinlich gemacht wurde, dass an eine andere Functionsweise schwer zu denken ist. Ich erwähne die wohl ausgebildeten Kegel, das Irispigment und seine charakteristische Verschiebbarkeit, die vom dioptrischen Apparate entfernte Retina mit ihrem erst später zu besprechenden Pigment und Tapetum, sowie das auch erst unten zu behandelnde charakteristische Augenleuchten.

Die Krebse, von denen ich hier spreche, und deren Auge ich durch eigene Untersuchung kennen gelernt habe, sind: Unser Flusskrebs (Astacus fluviatilis), Palinurus, Palämon, Peneus membranaceus, Crangon, Scyllarus; Sicyonia sculpta, Nica edulis, Pagurus, Carcinus maenas, Dromia vulgaris, Maja, Pisa, Portunus und Galathea.

Es sind also Langschwänze, Halbschwänze und Kurzschwänze, Vertreter aus den drei Familien der Dekapoden, deren Augen jenen Typus tragen, während Squilla mantis als Vertreter der Stomatopoden, und wie wir sahen, Limulus Appositionsbilder haben.

Die Cornea spielt bei den Krebsen eine weit geringere Rolle als lichtbrechendes Organ wie bei Insecten, zumal bei Käfern. Sie ist dünn und mit nur schwach gekrümmten Endflächen versehen. Die Hauptrolle fällt augenscheinlich den Kegeln zu, und zwar jenem stark lichtbrechenden, aus vier Stücken bestehenden Theile derselben, der schon öfters mit einer cylindrischen Lupe verglichen worden ist. Freilich sieht man an vielen Präparaten die brechenden Flächen derselben nicht kugelig gekrümmt, sondern mit vier, den vier Stücken angehörigen, kuppeligen Wölbungen versehen. Da man aber andererseits schöne kugelige oder hyperbolische Endflächen sieht (vgl. z. B. Fig. 46, 47, 50, 55 der Taf. V) und man derartige Differenzen im Baue sonst ähnlicher Augen nicht wohl annehmen kann, so wird man eines der Bilder für Kunstproduct halten müssen, umsomehr, als wir ja die starke Quellbarkeit schon kennen. Dann kann es aber keinem Zweifel unterliegen, welches das Kunstproduct ist. Es ist sehr wahrscheinlich, dass jedes der vier Stücke für sich quillt, und demnach für sich Kuppen bildet, es ist aber sehr unwahrscheinlich, dass vier Kuppen durch Quellung so verschmelzen, dass sie eine schöne Rundung bilden und gerade an der optischen Axe das Maximum der Länge zeigen, oder dass sie,

wie das an anderen Augen vorkommt, mit einer gemeinschaftlichen ebenen Grundfläche abschliessen.

Dieser aus vier Stücken bestehende Krystallkegel wirkt als Linsencylinder. Ich konnte mich allerdings am frischen Auge davon nicht überzeugen wegen der leichten Vergänglichkeit der Gebilde, wohl aber an in Alkohol erhärteten. An Palämon nämlich sind die beiden Endflächen des Linsencylinders eben begrenzt (Fig. 51 u. 52, Taf. V). Trotzdem entwarfen selbst noch Abschnitte derselben, welche in Damarlack eingebettet sind, und deren Axe in der Richtung der Mikroskopaxe stand, ganz hübsche verkehrte Bildchen, wie ich solche bei Lampyris nach Entfernung der gekrümmten Endflächen schon beschrieben habe. Dabei vereinigen sich die von einem in der Axe gelegenen Lichtpunkte ausgehenden Strahlen in einem Bildpunkte so, als wären die vier Stücke, aus denen der Kegel zusammengesetzt ist, eine homogene Masse. Auch noch in anderer Weise konnte ich den geschichteten Bau nachweisen. Bringt man die Kegel in eine Flüssigkeit, die schwächer (Wasser) oder die bedeutend stärker (Monobromnaphthalin) bricht, wie die äussere Schichte des Kegels, so sieht man mit dem Mikrorefractometer ein überaus plastisches Bild des vierseitigen Prismas. Diese Gestalt haben nämlich in Wirklichkeit die recht uneigentlich „Kegel" genannten Körper. In schwach brechenden Flüssigkeiten scheint das Prisma scharf beleuchtet zu sein von der Seite her, auf welcher der Schirm des Mikrorefractometers steht, und die Fläche der anderen Seite liegt im tiefen Schatten. In stark brechender Flüssigkeit scheint die Beleuchtung von der entgegengesetzten Seite zu kommen. Es ist das der Effect, der bei der Benützung des Mikrorefractometers und der Gestalt des untersuchten Objectes selbstverständlich auftreten muss. Legt man die Krystallkegel aber in Flüssigkeiten, deren Brechungsindex zwischen den genannten liegt, so schwindet mehr und mehr das kantige Aussehen der Kegel, sie erscheinen wie runde Säulen, die von der einen oder der anderen Seite her beleuchtet sind. Das kann nur daher rühren, dass nun die Schichtung, durch welche sie beim Durchgang des Lichtes senkrecht zu ihrer Längsaxe wie Cylinderlinsen wirken, in ihrem optischen Effect über den Effect der äusseren ebenen Flächen überwiegt, letzteres deshalb, weil diese eben an eine Flüssigkeit von ähnlichem Brechungsindex stossen. Sucht man endlich jene Flüssigkeit auf, in welcher der Krystallkegel weder auf der Seite des Schirmes noch auf der anderen hell erscheint, so findet man eine, die den Brechungsindex $n = 1{\cdot}622$ hat. Genauer lässt sich derselbe nicht angeben, weil manche Kegel etwas stärker, andere etwas schwächer brechen.

Diesen genannten Brechungsindex müsste also ein Krystallkegel haben, wenn er homogen wäre. Er ist aber so enorm hoch, dass er unmöglich richtig sein kann. Er übersteigt weit den Brechungsindex des gewöhnlichen Glases. Es kann die starke Brechung also nur durch den geschichteten Bau zu Stande gekommen sein, der den Kegel zum Linsencylinder stempelt.

Ich will bei dieser Gelegenheit bemerken, dass man mit dem Mikrorefractometer häufig im Innern des Kegels noch einen kleinen Körper liegen sieht, der ungefähr gleiche Gestalt mit dem Kegel hat; derselbe zeigt einen optischen Effect im Sinne einer geringeren Brechkraft, als seine Umgebung. Er ist schon bisweilen gesehen worden. Ich kann ihm eine nennenswerthe Bedeutung nicht zumessen, da man ihn in nebeneinanderliegenden Kegeln sieht und auch vermisst, und halte es nicht für ausgeschlossen, dass er Kunstproduct ist.

Da also auch bei den in Rede stehenden Krebsen Linsencylinder einen Hauptbestandtheil des dioptrischen Apparates bilden, dürfen wir wohl auch hier ein Superpositionsbild annehmen, selbst wenn wir es nicht direct gesehen haben.

Es muss hier hervorgehoben werden, dass es zum Zustandekommen eines Superpositionsbildes nicht nöthig ist, dass jedes Facettenglied ein auf Unendlich eingestelltes astronomisches Fernrohr darstellt. Es kann auch für geringere Entfernung eingestellt sein. Wir sahen, dass bei einem Linsencylinder von der Länge seiner Brennweite (wie der Kegel des Limulusauges einen solchen darstellt) die von zwei Punkten eines Gegenstandes ausgehenden Hauptstrahlen untereinander parallel austreten. Der Kegel braucht demnach nur um ein Geringes länger zu sein, oder es braucht nur noch eine convexe brechende Fläche hinzuzukommen, so werden die Hauptstrahlen jene Neigung mit der Facettenaxe bilden, die beim Superpositionsbild vorhanden sein muss. Es könnten dabei noch ganz wohl die von einem Punkte des Gegenstandes ausgehenden Strahlen untereinander mässig divergiren. Das Netzhautbild würde dann weniger scharf sein, als im idealen Superpositionsbild, doch würde dieser Mangel wenigstens im Lichtauge durch das Dazwischentreten des Irispigmentes, wie aus dem Obigen hervorgeht, sehr wesentlich corrigirt. Man könnte sich also vorstellen, dass die Augen der in Rede stehenden Krebse oder eines Theiles derselben ein Superpositionsbild von einer derartigen oder ähnlichen Modification entwerfen.

Ich zweifle bei diesen Krebsen deshalb nicht an der Existenz des Superpositionsbildes, weil der Bau des Auges, sowie die Lichtverschiebung des Iris- und des Retinapigmentes in hohem Grade für ein solches sprechen und die anderen Möglichkeiten nahezu ausschliessen. So hätte man daran denken können, dass man es hier mit katoptrisch wirkenden Augen zu thun hat, nach dem Typus von Phronima (siehe Cap. VIII). Damit würde allenfalls Cornea und Kegel stimmen. Es ist aber unmöglich, dass die durchsichtigen, flüssigen, bei Härtung in kugeligen Massen gerinnenden, und vor Allem keinen höheren Brechungsindex aufweisenden Bestandtheile, welche sich hinten an den Kegel anschliessen, das Licht durch totale Reflexion zu leiten vermögen. Gerade bei den Krebsen würde die alte Bezeichnung des Glaskörpers für diese Theile am besten passen; denn wenn auch jeder Kegel in eine Scheide eingeschlossen ist, die sich bis an

die Netzhaut fortsetzt, und wenn diese Scheide auch noch hinter den Kegeln einen Inhalt hat, so bildet die Summe alles dessen im Leben doch eine vollkommen durchsichtige Masse, die, wie es beim Superpositionsbild gefordert wird, das Licht in jeder Richtung gleichmässig durchlässt. Bei Phronima setzen sich die Krystallkegel bis zur Retina fort und sind im Leben deshalb so leicht zu sehen, weil sie eben einen viel höheren Brechungsindex haben als ihre Umgebung.

Kann ein Appositionsbild von der Form, wie wir es bei Limulus kennen gelernt, angenommen werden? Die grosse Entfernung der Retina vom dioptrischen Apparate, wo dieselbe besteht, spricht nicht für ein solches, schliesst es aber im Principe nicht aus. Was aber hätte die enorm ausgiebige Lichtverschiebung des Irispigmentes für eine Bedeutung, wenn ein Appositionsbild oder auch ein katoptrisches Bild vorhanden wäre? Beim katoptrischen Bilde hätte sie gar keinen Sinn. Für das Appositionsbild könnte man beim Rückwärtsgehen des Pigmentes eine relative Verdunkelung des Netzhautbildes bei zunehmender Schärfe desselben zugeben. Die Einrichtung wäre zwar kaum eine zweckmässige zu nennen, denn es ist klar, dass auf diese Weise auch viele Strahlen, welche von dem in der Facettenaxe des Gegenstandes gelegenen Punkte ausgegangen sind, abgeblendet würden. Doch könnte man auch von diesem Standpunkte aus eine Art Mittelding zwischen Superpositionsbild und Appositionsbild — das war ja die eben geschilderte Modification — annehmen.

Es kommt aber nun noch ein Umstand in Betracht, nämlich das Ergebniss der Untersuchung mit dem Augenspiegel. Das Dunkelauge der meisten Krebse verhält sich ganz ähnlich dem Dunkelauge der Nachtschmetterlinge. Wie sich unten ergeben wird, ist das Augenleuchten, das man mit dem Augenspiegel sieht, nur durch einen Bau des Auges zu erklären, bei welchem ein Bildpunkt auf der Netzhaut durch Strahlen gebildet wird, die durch zahlreiche Facettenglieder hindurchgegangen sind. Das ist aber nur beim Superpositionsbilde der Fall.

Wenn also die Dekapoden ein Netzhautbild haben, welches dem Typus des Superpositionsbildes entspricht, so kann doch nicht geleugnet werden, dass anatomische Uebergangsformen zu dem Auge von Squilla, dessen Bau einem Appositionsbilde entspricht, vorhanden sind. Und gerade diese Uebergangsformen, sowie das Verhalten des Irispigmentes in ihnen ist von Interesse.

Die eigentlichen Langschwänzer haben in der That jene vom dioptrischen Apparate weit entfernte, und nach vorne wohl begrenzte Netzhaut, wie solche die Nachtinsecten zeigen. Ich verweise auf die Abbildungen von Palinurus Taf. V, Fig. 50; von Sicyonia Taf. V, Fig. 53 und 54, von Peneus Taf. V, Fig. 47; von Scyllarus Taf. III, Fig. 25 und 26, wohl auch noch von Palämon Taf. V, Fig. 52. Auch ist, wie wir sahen, bei diesen Langschwänzern — in voller Analogie mit den Nachtfaltern — die Wanderung des Irispigmentes am vollkommensten ausgebildet. Dem

gegenüber haben viele Kurzschwänzer eine Netzhaut, die aus langen Sehstäben besteht, und wo der von dem dioptrischen Apparat abgelegene Theil jedes Sehstabes, das Analogon des Netzhautelementes eines Langschwänzers, sich nur durch seine besondere Entwickelung auszeichnet. Die Sehstäbe bilden eben die bekannten der Membrana fenestrata aufsitzenden spindelförmigen Anschwellungen. Ich verweise auf die Abbildungen von Portunus Taf. IV, Fig. 37 und 38; von Pisa Taf. V, Fig. 48 und 49, und Galathea Taf. V, Fig. 45 und 46. Hier scheint in der That die Anschwellung zwar ein Netzhautelement zu sein, aber nicht mehr das ganze Netzhautelement, und dementsprechend ist auch die Pigmentwanderung auf Lichtwirkung eine diffuse, von dem Typus, der bei Langschwänzern herrscht, abweichende.

Noch ein Schritt weiter führt uns zu anderen Kurzschwänzern, deren Netzhautelemente keine spindelförmigen Anschwellungen mehr haben, sondern als cylindrische Sehstäbe von der Membrana fenestrata bis an den dioptrischen Apparat verlaufen. Ich verweise auf die Zeichnungen von Maja Taf. IV, Fig. 41 und 42, denen sich noch Carcinus maenas anschliessen liesse. Hier sind wir schon bei Augen angelangt, die jenen von Squilla mantis und von Tagschmetterlingen (Fig. 40) ähnlich sind, sich von diesen aber noch durch die, wenn auch nicht mehr sehr ausgiebige Pigmentwanderung auf Lichtwirkung unterscheiden. Doch wäre dieser letzte Rest von Pigmentwanderung nicht verständlich, wenn diese Augen nicht auch noch einen letzten Rest vom Superpositionsbild hätten. Erst Squilla, die den Dekapoden nicht mehr angehört, hat ein Auge, welches betreffs der in Rede stehenden Beziehungen vollkommen dem der Tagschmetterlinge gleicht, also wohl auch ein reines Appositionsbild birgt, und keine Lichtverschiebung am Irispigment mehr aufweist.

Das sind die Gründe, aus welchen ich oben von der Möglichkeit gesprochen habe, dass es Uebergänge von Superpositions- zu Appositionsbildern gebe. Diese Uebergänge scheinen in der Reihe der Dekapoden verwirklicht, und die Sehstäbe mit hinten gelegener spindelförmiger Anschwellung ein schöner Ausdruck der doppelten Functionsweise des Auges, einmal als Organ für ein Appositionsbild (lange, bis vorne reichende Sehstäbe), das anderemal als Organ für ein Superpositionsbild (kurze, hinten gelegene Sehstäbe) zu sein, je nachdem dieses die Helligkeit der Beleuchtung, beziehungsweise die Stellung des Pigmentes erheischt.

Ich komme bei Besprechung der Netzhaut nochmals auf die Bedeutung dieser spindelförmigen Anschwellung zurück, wobei sich in dem Verhalten des Retinapigmentes eine weitere Stütze für die hier vorgetragene Ansicht zeigen wird.

B. Appositionsbilder.

Limulus, dessen Appositionsbild wir genauer kennen gelernt haben, besitzt eine sich an den dioptrischen Apparat unmittelbar anschliessende

Retina. Es ist das ein Charakterzug jener Augen, welche auf ein Appositionsbild angewiesen sind. Die physiologische Bedeutung des dioptrischen Apparates konnte auch bei Limulus am genauesten studirt und am sichersten erkannt werden, es wird uns also genügen, wenn wir die hauptsächlichsten Eigenthümlichkeiten desselben bei anderen Augen wiederfinden, um auch bei diesen ein Appositionsbild anzunehmen, besonders wenn die Lage der Netzhaut hiermit übereinstimmt. Dass die Elemente der Retina (Sehstäbe) bei den meisten Arthropoden absolut und relativ länger sind wie bei Limulus, kommt in dieser Beziehung nicht in Betracht; es handelt sich vielmehr hier in erster Linie um den directen Anschluss an den dioptrischen Apparat.

I. Insecten.

Ich kappte bei einer frischen Hummel (Bombus terrestris) einen Theil des Auges in einer solchen Tiefe ab, dass dasselbe, im hängenden Tropfen untersucht, vollkommen schwarz erschien, abgesehen von regelmässig gestellten kleinen hellen Stellen, welche den Spitzen der Kegel entsprechen und die Pforten darstellen, durch welche das Licht zu den Sehstäben gelangen kann. Bei einer gegebenen Stellung des Mikroskopspiegels ist immer nur eine Gruppe derselben erhellt. Führt man einen undurchsichtigen Körper vor dem Auge vorbei, so verschwinden die hellen Flecke der Reihe nach in dem Sinne, dass, wenn jeder helle Fleck von einem Netzhautelement percipirt würde, ein aufrechtes Netzhautbild vorhanden wäre.

Nimmt man als Lichtquelle einen Lichtpunkt, so erscheint abermals eine Gruppe von hellen Punkten, die aber kleiner ist, als sie früher bei Beleuchtung durch ein Stück Himmel war. Verschiebt man den Lichtpunkt, so wandert jene Gruppe im Sinne eines aufrechten Bildes. Die Einstellung des Mikroskopes, bei welcher die hellen Flecke am kleinsten und hellsten erscheinen, ist jene, welche der Einstellung auf die Spitzenfläche des Limuluskegels entspricht, und fällt zusammen mit der Spitze der Krystallkegelzellen, welche Durchschnitte durch das Auge zeigen, zugleich mit den engen Oeffnungen, die das Irispigment (da man doch auch bei diesen Augen von einem solchen, durch seine Lage kenntlichen, sprechen kann) an dieser Stelle bildet. Rückt man mit der Einstellung des Mikroskopes weiter nach rückwärts, so geht jeder helle Punkt in einen Zerstreuungskreis auseinander; die Axen derselben zeigen aber keine nennenswerthe Convergenz. Sie bilden zusammen einen grossen Zerstreuungskreis, der auch im Sinne eines aufrechten Bildes wandert, wenn der äussere Lichtpunkt verschoben wird.

Die geschilderten Lichtpunkte im Grunde des dioptrischen Apparates entsprechen den Brennpunkten der einzelnen Facettenglieder. Es muss also hier auch ein kleines verkehrtes Bildchen liegen. Das ist in der That ebenso der Fall wie bei Limulus, nur ist es vielleicht noch unvollkommener. Bei der Hummel, von der ich spreche, konnte ich dieses Bildchen allerdings nicht sehen, und zwar deshalb nicht, weil die Oeffnung im Pigmente, oder die Spitzenfläche der Kegelzellen zu klein war. Bei Fliegen (Musca

vomitoria) konnte ich es wiederholt sehen. Es ist das nicht etwa jenes Bildchen, das Leeuvenhoek und Gottsche schon gesehen hatten. Diese hatten ja das Auge abgepinselt, d. h. alle Kegel entfernt, und sahen das allein durch die Corneafacetten entworfene Bild. In meinem Falle aber waren die Kegel sorgfältig erhalten und durch Gefrieren in situ belassen.

Dass bei der Hummel die Pigmentöffnung zu klein war, um ein Bild zu zeigen, ersah ich daraus, dass ein beleuchtender Punkt zwar den Brennpunkt an der genannten Stelle entwarf, ein zweiter beleuchtender Punkt aber bis auf wenige (2 bis 3 Centimeter in einer Entfernung von circa 60 Centimeter) an den ersten herangerückt werden konnte, ohne dass sein Bild neben dem des ersten aufgetreten wäre. Brachte ich den zweiten noch näher, so schien der Brennpunkt des ersten heller zu werden, d. h. die beiden schlechten Bilder verschwammen ineinander.

Man konnte aber mit Hilfe des zweiten Objectpunktes eine andere Erscheinung beobachten, die von grösserer Wichtigkeit ist. Es tritt nämlich neben der ersten Gruppe heller Flecken, eine zweite auf. Man hat also von zwei Objectpunkten zwei Bilder in derselben gegenseitigen Lage, und jedes Bild besteht in der Erhellung einer Gruppe von Facettengliedern, deren Sehstäbe dasselbe aufzunehmen vermögen. Man kann die Objectpunkte recht nahe bringen, bis die beiden Gruppen miteinander verschmelzen. In diesen Gruppen von beleuchteten Netzhautelementen, welche verschiedenen Punkten des beleuchteten Sehfeldes angehören, haben wir also das wahre Netzhautbild vor uns. Es entsteht ganz analog, wie das von Limulus. Die Aufgabe des dioptrischen Apparates jedes Facettengliedes besteht nicht so sehr darin, ein Bild zu entwerfen, als vielmehr darin, so viel Licht als möglich, das von den an der Axe gelegenen Punkten des Sehfeldes ausgeht, dem Sehstab zuzuführen, und Licht, das von anderen Stellen des Sehfeldes kommt, von demselben abzuhalten. Wie bei Limulus, konnte ich auch bei der Stubenfliege den eigenthümlichen Strahlenverlauf nach der Brechung beobachten; auch das in gefrorenem Zustande abgekappte Auge der Stubenfliege zeigte mir nämlich ein Bildchen an der Spitzenfläche des dioptrischen Apparates, und wenn ich die Strahlen von zwei Bildpunkten, welche von zwei sehr nahe aneinander liegenden Objectpunkten entworfen wurden, nach hinten verfolgte, so sah ich, dass die Axen der Strahlenkegel nicht nennenswerth divergirten.

Diese Bilder des Fliegenauges gaben auch ein Mittel an die Hand, die dioptrische Wirkung der Cornea von der der Kegel zu trennen. Ich benützte zunächst zwei beleuchtende Lichtpunkte (Kerzenflammen) und sah die zwei Gruppen erhellter Facettenglieder; dann rückte ich die Lichtpunkte näher, bis jene Gruppen zu verschmelzen anfingen. Die, beiden Gruppen gemeinschaftlichen, Facettenglieder zeigten jetzt je zwei Bildpunkte. Die Entfernung derselben voneinander wurde gemessen und betrug 0·003 bis 0·004 Millimeter für den Fall, dass die Objectpunkte 50 Centimeter vom Fliegenauge entfernt waren, und ihr gegenseitiger Abstand 30 Centimeter

betrug. Nun pinselte ich das Auge ab und brachte die so von den Kegelzellen, dem Pigment etc. befreite Cornea wieder unter denselben Verhältnissen wie früher an den hängenden Tropfen. Jetzt war, zu meiner Ueberraschung, die Entfernung der beiden Bildpunkte merklich dieselbe.[1] Bei den Fliegen also wird die Lage des Brennpunktes eines Facettengliedes durch den Krystallkegel nicht merklich beeinflusst, woraus freilich nicht hervorgeht, dass er gar keine optische Wirkung hat. Da er voraussichtlich doch einen höheren Brechungsindex hat, als Insectenblut, und sich direct an die Hinterfläche der Cornea anschliesst, so müsste er, wenn er selbst keine strahlensammelnde Kraft hätte, das Bild nach hinten verschieben, was er nicht thut. Bedeutend aber kann seine optische Wirkung allerdings nicht sein.

Grenacher rechnet das Fliegenauge zu den pseudokonen Augen, und, wie dieser Versuch lehrt, mit Recht, da die optische Wirkung durch die Cornea zum allergrössten Theil besorgt wird und die Kegelzellen, wie der Glaskörper des Wirbelthierauges, keine wesentliche Rolle bei der Strahlenbrechung erzielen.

Bei anderen Appositionsbildern freilich ist es ganz anders.

Aehnliche Erfahrungen wie am Fliegenauge habe ich an dem Auge einer grossen Libelle gemacht. Der Bau des Auges dieser beiden Thiere ist sehr ähnlich, es liess sich erwarten, dass die dioptrischen Leistungen auch einander nahe stehen. Am in gefrorenem Zustande abgekappten Auge sieht man wieder, wenn dasselbe in der correcten Weise untersucht wird, die lichten Oeffnungen der Facettenglieder, sieht, wie dieselben bei Vorbeibewegung eines Gegenstandes im Sinne eines aufrechten Netzhautbildes nacheinander verschwinden und wieder auftauchen. Ein heller Objectpunkt erleuchtet eine ziemlich grosse Gruppe von Oeffnungen im Irispigment, welche Gruppe im selben Sinne wandert, in dem der Objectpunkt verschoben wird. Ein zweiter Objectpunkt erzeugt eine neue Gruppe, die beiden Gruppen fallen noch nicht zusammen, wenn man die Objectpunkte bis auf wenige Centimeter aneinanderrückt (in einer Entfernung vom Auge = circa 60 Centimeter), und doch kann man in dem einzelnen Facettenglied, wie bei der Hummel, noch nicht die Bilder beider Objectpunkte unterscheiden. Es ist auch hier die Pigmentöffnung zu klein. Deshalb lässt sich auch der Versuch, die optische Wirkung der Cornea von der der Kegel zu trennen, nicht ausführen. Es leuchtet ein, dass die Gruppen der von zwei Punkten des Sehfeldes erhellten Facettenglieder ceter. par. um so grösser sein werden, je grösser der Krümmungshalbmesser des Gesammtauges ist, und dass sie auch um so weiter voneinander entfernt sein müssen. Es hängt von diesen Umständen die Sehschärfe des Auges ab, worauf ich hier nur verweisen will. Dass bei vielen Libellen das Auge in

[1] Die Cornea der Fliegen wird von Ciaccio (Journ. of Micrographie 1889) als convex-concav geschildert.

zwei ungleich gebaute Abschnitte zerfällt, soll unten genau besprochen werden.

In ähnlicher Weise, wie ich das hier geschildert habe, sah ich noch die Merkmale des Appositionsbildes bei zahlreichen Insecten. Von Käfern führe ich an Dorcadion aethiops und einen der Schnellkäfer (Elateriden).

Bei Limulus habe ich auf die optische Bedeutung der gegen die Corneaoberfläche schief gestellten Kegel aufmerksam gemacht und gezeigt, wie, dank dieser Einrichtung, trotz einer flachen Cornea das Sehfeld ein grosses sein muss. Diese Eigenthümlichkeit, dass sowohl die Axe der dicken Hornhautcylinder, als der Kegel nicht senkrecht steht auf die Oberfläche der Cornea, fand ich wieder bei der Hornisse (Vespa crabro), (Taf. III, Fig. 27), die ähnlich flache Augen besitzt wie Limulus. Da auch dieses Thier vielfach in Spalten dürrer Bäume u. dgl. herumzuschlüpfen hat, so würde eine stark gewölbte Cornea den Insulten nicht widerstehen können, und liegt wohl hierin, ähnlich wie bei Limulus, der Grund für die Entwickelung dieser anscheinenden Uncorrectheit im optischen Bau des Auges, welche aber bei flacher Cornea ein ausgedehntes Sehfeld ermöglicht.

Wie man sieht, habe ich hier unter den Insecten, die ein Appositionsbild haben, ausschliesslich Tagthiere anführen müssen.

II. Krebse.

Ich habe schon hervorgehoben, auf wie grosse Schwierigkeiten die optische Untersuchung der Krebsaugen stösst. In Folge dessen kann ich ausser von dem schon besprochenen Limulus nur von einem Thiere dieser Classe auf Grund optischer Prüfung des frischen Auges die Angabe machen, dass es ein Appositionsbild beherbergt.

Nach dem anatomischen Bau scheint es mir aber möglich, dass Maja, sowie dass Carcinus maenas ein solches besitzen. Bei beiden reichen die gleichmässig dicken Sehstäbe bis an die Kegel, und lässt das eingeschaltete Pigment ein Superpositionsbild nicht leicht zu Stande kommen. Freilich ist noch eine schwache Lichtwirkung auf das Irispigment zu bemerken, die wieder unter der Voraussetzung des Appositionsbildes nicht verständlich ist.

Das Thier, bei dem ich ein unzweifelhaftes Appositionsbild fand, ist Squilla mantis. Jedes Facettenglied von dessen Auge zeigt ein, wenn auch nicht sehr schönes verkehrtes Bildchen äusserer Objecte, zeigt also bei Verwendung zweier Objectpunkte zwei Bildpunkte im Grunde des Facettengliedes. Die sie zusammensetzenden Strahlen gehen nach hinten in zwei spitze Zerstreuungskegel auseinander, deren Axen merklich parallel sind — wie bei Limulus. Diese optische Wirkung sah ich sowohl an der starken kugeligen Krümmung des Auges, als auch in dem fast cylindrisch gekrümmten Antheil desselben.

Die mikroskopische Untersuchung des Licht- und Dunkelauges zeigte mir keine sicher nachweisbare Pigmentverschiebung, auch reichen die Sehstäbe bis an die Krystallkegel heran, beides entspricht dem Appositionsbilde.

Von den höchst merkwürdigen Eigenthümlichkeiten anderer Art, welche dieses Auge zeigt, soll noch unten die Rede sein.

C. Augen mit doppelter Functionsweise.

Eine Anzahl von Thatsachen lassen sich, wie aus dem Vorstehenden schon wiederholt ersichtlich wurde, nur durch die Annahme verstehen, dass es Augen gebe, die im Dunkeln mit einem Superpositionsbild, am Tage mit einem Appositionsbild sehen.

Es ist ja eigentlich das Bild im Hydrophilusauge, oder im Lampyrisauge bei hellem Sonnenschein schon ein Appositionsbild, wenn wir voraussetzen, dass die Pigmentscheide, die sich vom Kegel gegen die Retina gezogen hat, enge genug ist, um das durch sie dringende Licht nur auf ein Netzhautelement gelangen zu lassen. Nur hat Lampyris und Hydrophilus Sehstäbe, die in einer bedeutenden Entfernung hinter dem dioptrischen Apparat erst anfangen.

Die reinen Tagthiere, z. B. die Fliegen, haben fast ausschliesslich Sehstäbe, die bis an den dioptrischen Apparat heranreichen. Es gibt aber, wie längst bekannt, eine Menge Facettenaugen, in denen wir gleichsam eine Vermittelung dieser beiden Typen finden, in denen nämlich der Sehstab in zwei Abtheilungen zerfällt, eine dicke wohl ausgebildete, welche in Vereinigung mit ihren Nachbarn der Retina von Lampyris oder Hydrophilus gleichzustellen ist, und einer schmalen vorderen, welche einen morphologischen Rest darstellt, der jene spindelförmige Anschwellung zu dem langen Sehstab der Fliege ergänzt. Dieser morphologische Rest braucht nicht functionsunfähig zu sein, ja Grenacher hat wenigstens für gewisse Thiere gezeigt, dass er noch alle Bestandtheile enthält, die in der hinteren Anschwellung des Sehstabes vorhanden sind. Trotzdem aber wird man in dieser seiner Auffassung bestärkt, wenn man sieht, wie sehr er an Mächtigkeit und Ausbildung variirt. So ist er z. B. bei dem Verwandten von Lampyris bei Cantharis fusca ein an den besten Präparaten eben noch sichtbarer Faden geworden, dem kaum mehr eine Function bei der Lichtempfindung zuzuschreiben ist, umsoweniger, als er beim Leuchtkäferchen gar nicht mehr vorhanden ist; oder ist er bei Palämon und seinen Verwandten so degenerirt, dass man ihn nicht mehr als Analogon der entsprechenden gut ausgebildeten Gebilde bei anderen Crustaceen ansieht, sondern als Scheide des Kegels betrachtet. Kurz, ein Blick auf die Abbildungen von Facettengliedern liefert eine Stufenleiter von Graden in der Ausbildung des vorderen Antheiles der Sehstäbe, die, wie die folgende Reihe lehrt, von Null bis zu der Dicke der hinteren Antheile ansteigt: Fig. 13 (Taf. II), 47 (Taf. V), 50 (Taf. V), 53 (Taf. V), 15 (Taf. II), 28 (Taf. IV), 37 (Taf. IV), 48 (Taf. V), 23 (Taf. III), 16 (Taf. II), 58 (Taf. VI).

Nun kommt hinzu, dass mir kein Auge bekannt geworden ist, in welchem der Sehstab in diese zwei Abtheilungen getheilt ist (abgesehen von jenen, in denen die vordere ganz fehlt) und das nicht

photomechanische Wirkung des Irispigmentes zeigte. (Umgekehrt wäre der Satz nicht richtig, denn es gibt photomechanische Wirkung an Augen mit langem gleichmässig dicken Sehstab.) Es ist uns die Bedeutung der Pigmentverschiebung vollkommen klar für das Superpositionsbild, bei welchem die empfindliche Schichte vom dioptrischen Apparate entfernt liegt, gerade da, wo sich bei den in Rede stehenden Augen die dicken Antheile der Sehstäbe befinden. Es ist also wohl ausserordentlich nahe liegend, dass diese Sehstabanschwellungen als Netzhaut fungiren, sobald das Auge in Dunkelstellung ist. Es gleicht dann der optische Vorgang und der optische Apparat vollkommen dem des Lampyrisauges.

Am Uebergang des dünnen Antheiles in den dicken bildet der Sehstab eine konische Fläche, welche optisch bedeutungsvoll ist. Hier sollen die von einem Lichtpunkte des Objectes kommenden Strahlen sich wieder in einen Punkt vereinigen. Dabei bilden sie selbst einen Kegel und sollen in das Netzhautelement eindringen. Dafür ist nun die konische Fläche günstig, da jeder der Strahlen dieselbe unter einem kleineren Einfallswinkel trifft, als wenn der Sehstab cylindrisch wäre. Es wird also ein kleinerer Antheil reflectirt, als wenn die konische Anschwellung nicht da wäre, ein Umstand, der beim Sehen im Dunkeln sehr wohl in Betracht kommt. Sehr schön wird die Function der Sehstabanschwellung als lichtaufnehmendes Retinalement auch durch folgende Thatsache illustrirt. Beim Uebergang des Auges von der Tag- in die Nachtstellung geht nicht nur das Irispigment die schon geschilderte Lageveränderung ein: wie noch ausführlicher besprochen werden wird, zieht sich eine Pigmentlage, die bei Tage gerade die genannte konische Fläche überdeckt, bei Nacht von derselben vollkommen rein nach hinten zurück, wie man das z. B. bei Pisa (Taf. V, Fig. 48, 49) oder bei Portunus (Fig. 37 u. 38, Taf. IV) sehr schön sehen kann. Es ist, als enthüllte sich die Fläche zur Aufnahme des Lichtes.

Es scheint mir also, man könne nicht daran zweifeln, dass Licht, welches erst an der Anschwellung in den Sehstab eindringt, percipirt wird, somit dass solche Augen ein Superpositionsbild haben.

So ist es im Dunkeln. Wenn das Auge in die Tagstellung übergeht, also das Irispigment den grössten Theil der Strahlen abfängt, so bekommt es ein Netzhautbild, das dem Tagbild von Lampyris gewiss sehr ähnlich ist. Abgesehen von der eben erwähnten Verschiebung des Pigmentes an und in der Retina selbst, zieht sich jetzt das Irispigment so nach hinten, dass fast nur Licht in der Richtung der Axe des Facettengliedes nach hinten gelangen kann. In dieser Axe aber liegt zunächst der dünne, dann der dicke Antheil des Sehstabes. Man wird nach dem Vorstehenden kaum mehr zweifeln, dass der letztere Antheil lichtempfindlich ist; wie aber steht es mit dem dünnen vorderen?

Da dürfte die Annahme wohl am nächsten liegen, dass, so wie die morphologische Ausbildung eine continuirliche Reihe bildet, auch seine

Functionsfähigkeit als Organ zur Umsetzung der Lichtbewegung in Nervenerregung von Null bis zu jener Höhe variirt, die in dem dicken, hinteren Antheile des Sehstabes herrscht. Ist es doch am wahrscheinlichsten, dass auch der Sehstab des Appositionsauges nicht umsonst so lange ist, sondern dass er in seiner ganzen Länge fungirt. So mag der theils dicke, theils dünne Sehstab auch in seiner ganzen Länge fungiren, der dünne Antheil aber kann eine geringere, und zwar eine bei verschiedenen Augen in verschiedenem Masse geringere Rolle spielen.

Es würde also z. B. bei dem Auge eines Nachtfalters (Fig. 28, Taf. IV), wenn sich dasselbe in Dunkelstellung befindet, an die mit *a* bezeichnete Stelle des Sehstabes nicht nur Licht gelangen, welches aus der Richtung seiner Axe, sei es durch den verjüngten Antheil, oder neben demselben eindringt, sondern es würde auch eine ganze Menge von Lichtbündeln, die durch andere Facettenglieder gegangen waren, in *a* radiär zusammenstossen, in den Sehstab eindringen und dadurch zur Lichtempfindung führen. In der Lichtstellung des Auges gelangen aber nach *a* nur die in oder hart neben dem dünnen Antheil des Sehstabes verlaufenden Strahlen. Diejenigen, welche im Innern verlaufen, erzeugen schon hier Nervenerregung, wobei es nicht ausgeschlossen, vielmehr sehr wahrscheinlich ist, dass sie nach Durchsetzung des dünnen Antheiles auch noch im dicken Theil des Sehstabes dieselbe Wirkung hervorbringen.

Bei dieser Vorstellungsweise stösst man auf eine Schwierigkeit, die aber wohl nur eine scheinbare sein dürfte. Ist nämlich auch der dünne Antheil des Sehstabes lichtempfindlich, so muss die Schärfe des Netzhautbildes in der Dunkelstellung leiden, denn ein schief nach *a* gelangender Strahl wird dann im Allgemeinen durch eine Anzahl von dünnen Sehstababtheilen gegangen sein und diese auf seinem Wege auch in Erregung versetzt haben. Demnach wird zwar ein scharfes physikalisches Bild eines Punktes in *a* entstehen, aber es wird als von einem Zerstreuungskreis umgeben empfunden werden. Physiologisch scharf also wäre das Bild nicht, wenn wir uns die vorderen Sehstababtheile empfindlich denken.

Ich kann nicht umhin, auf die vollkommene Analogie aufmerksam zu machen, die dann mit dem Auge des Menschen vorhanden wäre. Auch wir haben in der Dämmerung noch (abgesehen von der geringen, durch die Pupillenweite bedingten Differenz) scharfe Netzhautbilder im physikalischen Sinne, wir empfinden sie aber, als wäre das Bild jedes Punktes von einem Zerstreuungskreis umgeben. Wir erkennen noch Schwarz und Weiss, z. B. auf Papier in grösseren Feldern ganz wohl, können aber nicht mehr lesen, weil die physiologischen Zerstreuungskreise die Formen der einzelnen Buchstaben unkenntlich machen.

Ich halte, wie schon gesagt, trotz dieses Mangels in der Schärfe der Perception, die nothwendig gefolgert werden muss, doch die Voraussetzung, dass auch die dünnen Antheile der Sehstäbe bei den meisten Thieren fungiren, für die wahrscheinlichste, ja ich werde unten noch davon zu

reden haben, dass diese Zerstreuungskreise sogar von functioneller Bedeutung sein können, von einer Bedeutung, welche die Nachtheile der mangelhaften Schärfe voll aufwiegt. Sollte aber Jemand lieber die Functionsunfähigkeit annehmen, so würde das an der Theorie dieser Augenformen im Ganzen nichts ändern; auch dann noch wären dieselben in doppelter Weise zu gebrauchen — oder besser gesagt — gäbe es, wie bei Lampyris und Hydrophilus, eine Menge Helligkeiten, für die sie sich zu adaptiren vermöchten. Ihr Lichtregulirungsmittel wäre nur unvergleichlich viel ausgiebiger als das, welches das Wirbelthierauge in der Iris besitzt.

Denken wir uns also die Sehstäbe auch in ihrem vordersten, an den Krystallkegel anstossenden Theil als lichtempfindlich und das Auge in Lichtstellung, so empfängt es ein Appositionsbild; die Grösse dieses Netzhautbildes sind wir gewohnt nach dem vordersten Ende der Sehstäbe zu rechnen. In der Nachtstellung hat das Auge ein Superpositionsbild, das in der Ebene der Anschwellung der Sehstäbe liegt. Diese beiden Netzhautbilder sind natürlich von ungleicher Grösse. Es leuchtet aber ein, dass sie in der Empfindung von gleicher Grösse sein müssen, da die Sehstäbe, welche die Bilder zweier Objectpunkte aufnehmen, in beiden Fällen dieselben sind.

Thiere, deren Augen diese doppelte Functionsweise besitzen, sind in erster Linie die Nacht- und Dämmerungsfalter und ein grosser Theil der kurzschwänzigen Krebse.

V. CAPITEL.

Die Netzhaut; ihr Pigment und ihr Tapetum.

Schon im Vorstehenden war wiederholt von den wesentlichsten Bestandtheilen der Netzhaut, sowie von ihrem Pigment die Rede. Ich verstehe hier unter Retina die Schichte der Sehstäbe bis zu jener schon wiederholt beschriebenen Membrana fenestrata, welche Leydig als „Boden der Sklerakapsel" bezeichnet, und durch welche die Nerven aus den dahintergelegenen nervösen Gebilden, dem Ganglion opticum, zu den Sehstäben treten. Sie lässt sich bei gewissen Thieren sehr schön isoliren. So sah ich sie beim Rosenkäfer, wo sie wie mit einem Locheisen ausgeschlagene runde Lücken in ganz regelmässiger Anordnung zeigt. Der Zwischenraum zwischen zwei Löchern ist circa halb so gross wie der Durchmesser einer Oeffnung.

E. Berger[1] freilich belegt mit dem Namen Retina die Summe der Schichte der Sehstäbe und des Ganglion opticum; er unterscheidet in dieser Retina fünf Schichten, welche bei vielen Thieren in directestem Zusammenhang mit dem Gehirn stehen, d. h. durch keinen Nervus opticus von diesem abgetrennt sind.

Es hat diese Bezeichnungsweise ihre guten Gründe, und es mag sein, dass wir in den Gebilden des Ganglion opticum die Analoga gewisser Schichten der Wirbelthierretina zu sehen haben. Doch ist nicht zu vergessen, dass das Bestreben, das Facettenauge dem Wirbelthierauge zu analogisiren, schon viel Verwirrung verursacht hat, und dass wir doch gewohnt sind, mit dem Namen Retina eine nervöse Schichte im Innern des Auges zu bezeichnen. Und das Auge wird doch nach dem Vorgange Leydig's allgemein bis zu jener Membrana fenestrata gerechnet. Es sei mir also gestattet, wiewohl Manches dagegen einzuwenden sein mag, im obigen Sinne von der Retina zu sprechen, in welche durch die Membrana fenestrata die Nerven aus dem Ganglion opticum eintreten.

Der schöne Fund Grenacher's, dass das einzige constante Element im Wirbelthierauge, sowie im Facettenauge das stark lichtbrechende

[1] Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arbeiten aus dem zoolog. Institute der Universität Wien, Bd. I. Wien 1878.

Stäbchen, bei vielen Augen der Arthropoden in Form des Rhabdomes ist, muss die Frage wachrufen, worin wohl die Function eines solchen Stäbchens bestehen mag? Nun ist es unmittelbar klar, dass es ein Fangapparat für solche Lichtstrahlen sein muss, welche in einer von seiner Längsaxe nicht zu sehr abweichenden Richtung an dasselbe gelangen. Denn diese Strahlen können zwar in sein Inneres eindringen, können aber erst an seinem Ende wieder aus ihm austreten, im Verlaufe seiner ganzen Länge werden sie durch totale Reflexionen am Austritte verhindert. Befände sich an seinem hinteren Ende aber ein das Licht reflectirender Körper, so würden die Lichtstrahlen nach demselben Modus wieder durch das Stäbchen oder theilweise durch die nächsten Nachbarstäbchen zurückbefördert werden, wie wir das nach den Untersuchungen Brücke's von den mit Tapetum versehenen Wirbelthieraugen als sicher anzunehmen haben. Auch viele Arthropoden haben ein Tapetum, und bei diesen haben die auf die Netzhaut auffallenden Strahlen auch eine Richtung, welche mit der Axe der Sehstäbe, also mit der der Rhabdome, näherungsweise zusammenfällt.

Diese ganze Einrichtung legt den Gedanken nahe, dass während der Leitung des Lichtes in den stark lichtbrechenden Stäbchen der wesentlichste Process des Sehactes, die Umwandlung von Lichtbewegung in Nervenerregung, statt hat, oder doch, sei es auf photochemischem Wege oder in anderer Weise, eingeleitet wird. Die zu den Stäbchen gehörenden Retinulazellen (Grenacher), die den eigentlichen Sehstab bilden, sind die Vermittler zwischen Stäbchen und den Nervenfasern, mit denen sie zusammenhängen. Die bedeutende Länge, welche die Stäbchen vielfach aufweisen, deutet darauf hin, dass es für den Sehact nicht gleichgiltig ist, ob der einmal gefangene Strahl eine kurze Strecke im Stäbchen verläuft oder eine lange. Und so mag es auch kommen, dass schief durch die Stäbchen gehende Strahlen, die also wieder aus ihnen austreten, eine viel geringere Erregung hervorrufen als jene, welche es ganz durchlaufen (vgl. was S. 93 über den Zerstreuungskreis gesagt ist).

Ich habe bei meinen doch auch ziemlich ausgebreiteten Untersuchungen der Arthropodenaugen keine Erfahrung gemacht, welche nicht in bestem Einklange mit der Grenacher'schen Auffassung des Sehstabes gestanden wäre, der Auffassung, nach welcher derselbe aus, gewöhnlich sieben, langgestreckten Zellen bündelartig zusammengesetzt ist, deren sich berührende Flächen jene Stäbchen als eine Art Cuticularbildungen ausgeschieden haben. Soferne dieselben verschmelzen, bilden sie das Rhabdom, das auf seinem Querschnitt dann als siebenstrahliger Stern und umgeben von dem nicht modificirten Protoplasma der Retinulazellen Zeugniss seiner Entstehung gibt (Taf. IV, Fig. 37 *a*, *b*, Taf. V, Fig. 48, *d*, Fig. 50, *d*). Den Zusammenhang dieser Retinulazellen, die freilich gewöhnlich nicht einzeln, sondern nur in ihrer Zusammengehörigkeit als Sehstab erkannt werden, mit den durch die Membrana fenestrata eintretenden Nerven sieht man bei vielen Thieren sehr deutlich, z. B. bei Maja. An diesem Krebse (er war in Müller'scher

Flüssigkeit gehärtet und vor dem Tode in der Sonne gewesen) gehen die pigmentirten Nerven ganz direct in die ebenso pigmentirten Sehstäbe über (Fig. 41, 42, Taf. IV. Vgl. auch Fig. 37, 38 derselben Tafel und Fig. 45, 46, Taf. V.)

Neueste Untersuchungen von S. Watase[1] haben ergeben, dass, so wie die Cornea und die Krystallkegel eine cuticulare Ausscheidung aus den Zellen des Ektoderms sind, auch die Rhabdome im selben Verhältnisse zu den Retinulazellen stehen, welche letztere auch als ektodermale Sinneszellen zu betrachten sind. Demnach wäre Alles, was im Facettenglied dioptrisch oder katoptrisch wirkt, es mag selbst in der Tiefe der Sehstäbe liegen, Cuticulargebilde.

I. Das Tapetum. Im zusammengesetzten Auge kommt, wie im Wirbelthierauge, ein Tapetum vor, und wie bei diesem die optische Wirkung, nämlich die Reflexion des Lichtes, auf zweierlei Wegen erzielt wird, so auch bei jenem. Bekanntlich haben gewisse Wirbelthiere (Herbivoren) ein Tapetum, das aus Fasern besteht, andere (Carnivoren, Fische) ein solches das aus Zellen zusammengesetzt ist. Die Arthropoden theilen sich in solches, deren Tapetum aus zahlreichen Tracheen besteht: Es sind das natürlich Insecten; dieses Tapetum ist bekannt und zuerst durch Leydig beschrieben worden. Ferner in solche, deren Tapetum aus einer körnigen, das Licht stark reflectirenden Masse besteht, die wahrscheinlich in Zellen eingelagert ist; es kommt bei Krebsen vor und ist meines Wissens wenigstens als Tapetum noch nicht bekannt. Endlich gibt es, wie bei Wirbelthieren, viele Augen, die kein Tapetum haben.

In dem Begriffe jedes Tapetums liegt es, dass es das durch die empfindliche Schichte der Netzhaut gegangene Licht so zurückwirft, dass es ein zweitesmal nutzbar wird, die Netzhauterregung also vergrössert. Deshalb haben ja eben die Nachtthiere, gehören sie den Vertebraten oder Avertebraten an, ein Tapetum.

In allen bekannten Fällen ist dabei dasselbe optische Princip in Verwendung, nämlich das, nach welchem Glaspulver, Seifenschaum etc. weiss erscheint, obwohl die Bestandtheile derselben durchsichtig sind. An jeder Grenzfläche zwischen zwei Körpern von verschiedenem Brechungsindex wird nämlich Licht reflectirt, und zwar umsomehr, je grösser der Unterschied der beiden Brechungsindices ist. Fällt ein Lichtstrahl z. B. auf einen Glassplitter, so wird ein Theil desselben an der Grenzfläche zwischen Luft und Glas reflectirt, ein anderer Theil dringt durch den Glassplitter und erleidet an der Fläche, durch die er austreten soll, abermals eine Reflexion. Diese kann, wenn die Neigung des Strahles gegen die Glasfläche die passende ist, sogar eine totale sein, d. h. von dem Strahl wird gar

[1] Johns Hopkin's University. Baltimore. Biological Laboratory, Vol. IV. No 6. 1890.

nichts mehr auf der anderen Seite austreten. Tritt aber doch noch ein Theil aus, so erfährt dieser an einem nächsten Glassplitter dasselbe Schicksal, so dass schliesslich alles Licht reflectirt ist, und keines durch das Glaspulver hindurch gelangt. Das Auge des Beobachters, das sich auf der Seite befindet, von der das Licht kommt, erhält dann das reflectirte weisse Licht, sieht also das Glaspulver weiss; befände es sich auf der anderen Seite des Glaspulvers, so bekäme es aus demselben kein Licht, würde das Glaspulver also schwarz sehen. Das ist die Ursache, aus welcher weisse Haare, Tracheen etc. unter dem Mikroskope im auffallenden Lichte weiss, im durchfallenden schwarz erscheinen. Es geht daraus auch hervor, dass das so reflectirte Licht nach sehr vielen Richtungen verläuft. Das weisse Pulver erscheint ja gleichmässig weiss, wenn man das Auge auch hin und her bewegt; würde das Licht hauptsächlich nach einer bestimmten Richtung zurückgeworfen werden, dann wäre dem nicht so, es erschiene das Pulver spiegelnd. Das vom Tapetum reflectirte Licht ist immer ein zerstreutes.

Es kommt bei diesem Principe der Reflexion erst in zweiter Linie in Betracht, ob die fein vertheilten Partikelchen rundlich sind, wie bei den Krebsen, ob sie eckige Krystalle sind wie bei gewissen Fischen, oder ob sie lange Fäden sind wie bei dem faserigen Tapetum der pflanzenfressenden Säuger oder wie die Tracheen der Insecten solche darstellen.

Wie gesagt, hat bei diesen letzteren zuerst Leydig[1] das Tapetum beschrieben. Er schildert vollkommen zutreffend, wie man bei Oeffnung des Auges z. B. eines Nachtschmetterlings von der schönen glänzenden Membran überrascht wird, die in der Tiefe des Auges liegt, und auf den ersten Blick als eine Art Tapetum erkannt werden muss. Ich überzeugte mich von der Richtigkeit seiner Angabe, dass es sich hier um kleine Tracheenäste handelt, welche die Membrana fenestrata durchbohren und sich alsbald in Büscheln feinster Tracheen auflösen. Je ein solches Büschel umgibt korbförmig das untere Ende des Sehstabes und läuft an demselben ihn einhüllend, nach vorne. Wie Max Schultze angibt, hören die Tracheen in der Höhe auf, in welcher der Uebergang des dickeren zum dünneren Antheil des Sehstabes stattfindet, Leydig lässt sie in seiner Abbildung weiter hinten endigen.[2] Merkwürdigerweise scheint Max Schultze gar nicht daran zu denken, dass man es hier mit einem Tapetum zu thun habe, vermuthet vielmehr in den Tracheenbüscheln einen Ersatz des Pigmentes. Allerdings wird auch durch Tracheen die Diffusion des Lichtes verhindert, aber in der Weise, dass es dem Sehstab, durch den es gegangen war, wieder zugute kommt.

Ich habe in Fig. 10 und 11, Taf. II, ein Stück einer mit dem Tapetum versehenen Netzhaut eines Nachtschmetterlings, einmal im auffallenden

[1] Vgl. das Auge der Gliederthiere S. 13.

[2] Vgl. Tafeln zur vergleichenden Anatomie, Taf. X, Fig. 1 und 2.

und einmal im durchfallenden Lichte gezeichnet. Ferner in Fig. 12 derselben Tafel zwei zu je einem Sehstab gehörige Tracheenbüschel. Alles so wie man es im frischen Zustande zerzupft zu sehen bekommt.

Wenn man bedenkt, dass der im Innern eines solchen Büschels gelegene Sehstab sich in der Stellung für das auffallende Licht befindet, für alle Lichtstrahlen, die durch ihn hindurchgegangen sind, sich aber in der Lage für durchfallendes Licht für all jene Lichtstrahlen befindet, die ursprünglich durch andere Sehstäbe gegangen waren, so leuchtet der Werth dieses Tapetums wohl zur Genüge ein. Umsomehr, wenn man weiter im Auge behält, dass das Rhabdom ein Lichtfangapparat auch für das reflectirte Licht ist. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese Form des Tapetums wohl die vollkommenste ist, die überhaupt in der Thierwelt vorkommt, oder doch bekannt ist, nicht nur wegen der Anordnung an dem Sehstab, sondern auch wegen der Verwendung von Luft, als einen Körper von sehr geringem Brechungsindex.

Ich kenne diese Art des Tapetums, wo gerade das untere, verbreiterte Ende des Sehstabes von der Tracheenmasse umhüllt ist, also da, wo es für die Reflexion am wichtigsten sein muss, nur bei Nachtinsecten. Leydig hebt aber ausdrücklich da, wo er vom Tapetum spricht (l. c. S. 14), hervor, dass er den weissen Schimmer auch bei Tagthieren (Argynnis, Volucella) gesehen habe. Ob dieses nicht auf einer anderen Form von Tracheenenden beruht, die allerdings bei Tagthieren vorzukommen pflegt?

Bei Tagschmetterlingen nämlich sah auch wieder Leydig zuerst, dass zwischen den Sehstäben dicke, wurstartige Tracheen verlaufen, die vorne in der Höhe der Krystallkegel fingerförmig enden. Später hat auch Thompson Lowne bei Syrphidae ähnliche Tracheen beschrieben.[1] Sie umgeben, im Kreis herumgestellt, jeden Sehstab. Die von mir in Fig. 35, Taf. IV, von Schmetterlingen und in Fig. 24, Taf. III, von Käfern gezeichneten Querschnitte zeigen diese Tracheen als runde oder polygonale Felder zwischen den Sehstäben. Auch Max Schultze bestätigt diese Form von Tracheen, gibt aber an, dass bei Tagschmetterlingen nur vier an einem Sehstab entlang laufen. Auch bei Libellen und Fliegen sah er solche vorne blind endende Tracheen.

Ich bezweifle nicht, dass diese bis nach vorne reichenden und relativ dicken Tracheen morphologisch mit dem früher geschilderten Trachealtapetum enge verwandt sind; functionell aber, glaube ich, ist ihre Bedeutung eine ganz andere. Was sollte ein Tapetum im vorderen Theile des Auges? Hingegen ist es selbstverständlich, dass diese den Sehstab umgebenden Luftröhren durch totale Reflexion jeden Lichtstrahl zurückwerfen müssen, der sie, im Sehstab verlaufend, trifft, und dass dadurch der Strahl doch nach ein- oder mehrfacher Reflexion an das Rhabdom gelangt, und in diesem gefangen, den Sehfunctionen dienstbar gemacht

[1] Transact. of the Linnean Soc. Zool. 1884.

wird. Diese Reflexionen erleidet der Strahl aber auf dem Wege nach dem Augenhintergrund; es kann also von einer Wirkung, welche einem Tapetum analog wäre, nicht gesprochen werden.

Die Tracheen dieser Gestalt gehören also functionell der eigentlichen Retina an, und sind hier beim Tapetum nur eben wegen ihrer morphologischen Verwandtschaft besprochen worden.

Leider sieht man die feineren Tracheen an den in stark lichtbrechenden Harzen conservirten Präparaten nicht mehr. Es ist das der Grund, aus welchem meine Abbildungen für das Insectentapetum nicht reichhaltiger sind.

Die körnige Substanz, aus welcher das Tapetum der Krebse besteht, hat im Allgemeinen dieselbe Lage wie die Tracheenbüschel der Insecten, sie hüllt die hinteren Enden der Sehstäbe ein. Vermuthlich liegt sie in Zellen, doch konnte ich mich hiervon nicht allgemein überzeugen (vgl. Taf. V, Fig. 48, *d*); im frischen Zustande unter das Mikroskop gebracht, erscheint sie aus rundlichen Körnern zusammengesetzt, deren Durchmesser z. B. bei Pisa um 0·001 Millimeter schwankt. Im durchfallenden Lichte bildet sie eine schwarze Masse, die erst nach einiger Uebung vom schwarzen Pigment durch die Art der Körnung zu unterscheiden ist. Betrachtet man sie aber im auffallenden Lichte, so erscheint sie hell und gelblich glänzend. Die Figuren der Taf. V zeigen Beispiele der Tapetumeinlagerung bei Krebsen. Um das Tapetum in der Zeichnung vom Pigment zu unterscheiden, habe ich den Kunstgriff gebraucht, alle Tapetummasse in der gelblichen Farbe zu zeichnen, wie sie im auffallenden Lichte erscheint, das Uebrige aber ist im durchfallenden Lichte dargestellt. In dieser Beziehung, aber nur in dieser, sind die Zeichnungen also schematisirt. Die Körner dieses Tapetums müssen einen ganz besonders hohen Brechungsindex haben, denn die stark reflectirende Wirkung nimmt nicht merklich ab, selbst wenn man gehärtete Augen in Damar einlegt. Ja, ich sah das Tapetum von Palämon noch als stark reflectirende Masse, nachdem ich es mit einem Gemenge von Anilin und Monobromnaphthalin durchtränkt hatte, dessen Brechungsindex nennenswerth grösser als 1·6 war, was auf die Vermuthung führt, dass hier ganz besondere optische Verhältnisse obwalten. Man hat den grossen Vortheil, dass man bei Krebsen auch an correct eingeschlossenen Schnittpräparaten jederzeit das Tapetum zu demonstriren vermag, was bei Insecten, deren Tracheen luftleer werden und sich mit Damar füllen, nicht der Fall ist. Was die Substanz dieses Tapetum ist, muss noch durch mikrochemische Untersuchung festgestellt werden. Vorläufig kann ich nur sagen, dass sie sich in den bei meinen Härtungen und Conservirungen verwendeten Flüssigkeiten nicht löst. Es sind das Pikrinsäure, Chromsäure, Sublimat, Müller'sche Flüssigkeit, Alkohol, Aether, Xylol, Wasser, schwache Ameisensäure und stark alkalische Seifenlösung.

Es gehört zu den zierlichsten und überraschendsten mikroskopischen Bildern, wenn man, am besten bei schwacher Vergrösserung (weil sonst die Objectivlinse zu viel von dem auffallenden Lichte abhält), oder dem

einfachen Mikroskop, einen Durchschnitt durch ein Krebsauge betrachtet, und unter den gewöhnlichen Verhältnissen die schwarze Schichte des Retinapigmentes zu sehen glaubt, dann das durchfallende Licht abblendet und nun an Stelle der Zone des vermeintlichen Pigmentes eine goldglänzende Schichte vor sich hat (Taf. IV, Fig. 39, *L, A*).

Bei stärkeren Vergrösserungen und dünnen Schnitten erkennt man dann, dass das Tapetum eine nach hinten an die Membrana fenestrata anstossende Lage bildet, welche die Enden der Sehstäbe gänzlich verdeckt. Nach vorne geht sie in spitze oder kolbenförmige Fortsätze aus, die zwischen die Sehstäbe hineinragen.

An Querschnitten der Retina beobachtete ich, am deutlichsten beim Dunkelauge des Palämon, wie das runde Rhabdom von dem auch ziemlich runden Sehstab (den Retinulazellen) umgeben und wie sich an diesen direct in continuirlicher Masse das Tapetum anlegt. So verhält es sich natürlich nicht mehr an den vorderen Partien der Sehstäbe, an denen das Tapetum keine continuirliche Masse bildet. (Vgl. Taf. V, Fig. 48 *c*, *d*, Fig. 49, *f*, Fig. 50, *d*.)

Die physiologische Deutung hiervon liegt auf der Hand. Ich komme übrigens bei Gelegenheit des Retinapigmentes auf diese Sehstabenden alsbald wieder zurück.

Ausser dieser Tapetumschichte am hinteren Ende der Sehstäbe und natürlich auch ausser der oben als Iristapetum bezeichneten Schichte findet man bei vielen Krebsen noch eine zweite Tapetumschichte, welche schon ausserhalb des eigentlichen Auges im Ganglion opticum zu liegen pflegt (Fig. 51—54 *t*, Taf. V. Vgl. ferner Fig. 47, 49). Sie besteht aus vielfach verfilzten Strängen, welche wohl Zellfortsätze sein dürften. Ihre Anordnung erinnert an die Pigmentvertheilung im Stroma der Choreoidea des Menschen, nur kann man die Einlagerung in Zellen nicht so erkennen.

Diese beiden Schichten pflegen nicht strenge getrennt zu sein, sondern sind häufig durch unregelmässige fadige und knollige Verbindungen miteinander verknüpft; diese Verbindungen durchsetzen die Membrana fenestrata, so dass man den Eindruck gewinnt, als wäre die im Ganglion gelegene Schichte gleichsam eine Vorrathsschichte, von welcher aus Tapetumsubstanz durch die dazwischen liegende Lage des Ganglion opticum in das Auge wandern kann. (Vgl. Fig. 48, 49, Taf. V.)

Ich habe das Tapetum fast bei allen untersuchten Langschwänzern gefunden, bei unserem Flusskrebs (Astacus fluviatilis), wo es die Sehstäbe etwa bis auf die Hälfte ihrer Länge umgibt, bei Crangon, bei Palämon, der zwei Schichten besitzt (Fig. 51, 52, Taf. V), bei Palinurus mit einer Schichte (Fig. 50), bei Nica edulis, bei Sicyonia sculpta (Fig. 53, 54, Taf. V, und Fig. 39, Taf. IV) und Peneus membranaceus (Fig. 47, Taf. V), welche drei Krebse eine doppelte Tapetumlage zeigen. Nur Scyllarus zeigte mir kein Tapetum. Ich erinnere daran, dass es die langschwänzigen Krebse waren, bei denen wir die unzweifelhaftesten Superpositionsbilder fanden, bei denen auch die

Verschiebung des Irispigmentes am ausgesprochensten war. Es scheinen eben die Dunkelthiere unter den Krebsen zu sein, und damit hängt auch die Anwesenheit des Tapetums zusammen. Unter den genannten ist besonders Peneus interessant, da diesem Krebs fast jedes Pigment im Auge fehlt. Er hat nur ein Iris- und ein Retinatapetum, allerdings fand ich bei einem Exemplare auch eine Andeutung von Irispigment, bei einem anderen aber nichts davon.

Von Halb- und Kurzschwänzern zeigte mir ein Tapetum: Carcinus maenas, Dromia vulgaris (Fig. 55 und 56, Taf. V) und Galathea (Fig. 45 und 46 derselben Tafel), während Maja (Fig. 41, 42, Taf. IV), Portunus (Fig. 37, Taf. IV) und Pagurus kein Tapetum erkennen liessen. Auch bei Squilla fand ich keines. Doch kann ich nicht umhin zu bemerken, dass, wenn ich an den conservirten Augen (denn ich untersuchte die meisten Thiere auf das Tapetum erst im conservirten Zustande) kein Tapetum fand, daraus nicht hervorgeht, dass kein solches vorhanden war. Es kann das Tapetum bei gewissen Thieren eine Beschaffenheit haben, bei der es durch die Präparation zugrunde geht, oder unsichtbar wird. So ist z. B. bei Pisa in meinen Präparaten eine zwar schwache, aber doch wohl merkliche reflectirende Wirkung zu beobachten, so dass ich eine Weile im Zweifel war, ob hier ein Tapetum vorhanden ist oder nicht.

Es ist auffallend, dass — wenigstens so weit mir bekannt wurde — noch Niemand das Retinatapetum der Krebse erkannt hat. Ich wüsste nur eine Stelle aus der Literatur anzugeben, welche Zeugniss dafür gibt, dass es gesehen worden ist, nicht aber als Tapetum erkannt wurde. Grenacher[1] nämlich sagt, indem er die Rhabdome von Mysis beschreibt: „Das scharf abgegrenzte, mässig spitze Hinterende ist meist wenig kenntlich, weil sich um dasselbe Züge eines eigenen, mit den Nervenfasern des Opticus hinter der inneren Cuticula aufsteigenden erdigen Pigmentes legen, die leider durch Salpetersäure nicht zu entfernen sind." Eine dazu gehörige Abbildung lässt es mir kaum zweifelhaft erscheinen, dass Grenacher hier das Tapetum gesehen hat; bestimmt kann ich es nicht sagen, da ich Mysis nicht untersucht habe. Gezeichnet ist es mit einem gelben Ton, also etwa so, wie man es im auffallenden Lichte sehen würde. Uebrigens bildet auch Max Schultze die hinteren Enden der Sehstäbe vom Flusskrebse wie mit gelbem körnigen Pigmente umgeben ab, ohne aber weitere Bemerkungen daran zu knüpfen.

II. Das Retinapigment ist lange als hintere Pigmentanhäufung bekannt, und oftmals wurde hervorgehoben, dass die Sehstäbe mehr oder weniger von demselben umgeben sind. Auch dass hinter der Membrana fenestrata häufig noch Pigment liegt, hat Leydig schon erkannt. Er sagt hierüber:[2] „Das Augenschwarz erscheint nicht immer erst

[1] Sehorgan der Arthropoden, S. 119.

[2] Auge der Gliederthiere, S. 29.

innerhalb der Augenkapsel (Sklerotika), sondern sehr häufig sind schon die vom Sehlappen kommenden Bündel von Nervenfasern mehr oder weniger stark pigmentirt. Hierbei zeigt sich dann, dass da, wo die Nerven zum Eintritt in die Augenkapsel sich anschicken, das Pigment gehäuft ist, wodurch schon hinter dem Boden der Sklera[1] eine starke dunkle Pigmentzone hervortreten kann. So z. B. bei Acherontia Atropos. Die Pigmente liegen, wie ich mich überzeugt zu haben glaube, in der von mir nachgewiesenen Matrix des Neurilems."

Ich habe den schon vorhandenen Beschreibungen dieses Retinapigmentes, soweit es die Insecten betrifft, nichts Wesentliches hinzuzufügen. Bei allen Augen, die ich als typische Tagaugen bezeichnet habe, ist eine scharfe Grenze zwischen Irispigment und Retinapigment nicht vorhanden: an den gleichmässig dicken Sehstäben sitzt das Pigment besonders am vorderen und am hinteren Ende gehäuft, vorne die Verbindung des Krystallkegels mit dem Sehstab, hinten jene der Nerven mit demselben umhüllend. Es pflegt in der Mitte des Sehstabes am spärlichsten vorhanden zu sein. (Vgl. Fig. 32 und 40, Taf. IV.)

Die Quantität der Pigmentkörnchen, die man im Ganglion opticum findet, wie Leydig richtig schildert, hauptsächlich die Nerven von aussen umkleidend, ist eine bei verschiedenen Thieren recht ungleiche. Das Nähere über die Vertheilung und Quantität des Pigmentes zeigen die Abbildungen besser, als ich es beschreiben könnte. (Vgl. Fig. 13—17, Taf. II.)

Doch muss ich hervorheben, dass die Nachtaugen in Bezug auf das Pigment recht nennenswerth von den Tagaugen differiren, wenigstens bei den Schmetterlingen. Die Nachtschmetterlinge haben fast nur kurze pyramidenförmige Häufchen Pigmentes, welche mit ihrer Basis auf der Membrana fenestrata aufsitzen und mit ihren Spitzen zwischen die Sehstäbe hineinragen (Fig. 30 und 31, Taf. IV). So sah ich es bei allen eigentlichen Nachtschmetterlingen, die ich untersuchte; nur der Taubenschwanz (Makroglossa, Fig. 17, Taf. II), der im hellen Sonnenschein fliegt, bildet eine Ausnahme. Hier gehen lange, fadenförmige Pigmentstreifen von der Membrana fenestrata nach vorne. Sie liegen natürlich zwischen den dicken Theilen der Sehstäbe und enden in gleicher Ebene in der Höhe, in welcher die Kerne derselben gelagert sind.

Mehr Retinapigment haben die Nachtaugen der Käfer, z. B. Hydrophilus, Lampyris und Colymbetes, bei denen die hinteren Enden der Sehstäbe wirklich von demselben vollständig umhüllt sind. (Fig. 1, Taf. I, Fig. 13, 16, Taf. II.)

Auch hier nimmt wieder der Rosenkäfer (Cetonia) und seine Verwandten eine ähnliche Stellung ein, wie der Taubenschwanz unter den Nachtfaltern, indem bei diesen Käfern lange Pigmentstreifen, die so weit reichen, als die dicken Antheile der Sehstäbe das Retinapigment repräsen-

[1] D. i. der Membrana fenestrata in der von mir gebrauchten Nomenclatur.

tiren (Fig. 23, Taf. III). Doch ist auch bei Käfern, wie bei den Nachtschmetterlingen, das Retinapigment vom Irispigment scharf getrennt. Diese Trennung wird nicht verwischt, wenn das letztere in excessive Lichtstellung übergeht, wie die Beobachtungen bei Hydrophilus, Lampyris u. s. w. lehren.

Ich bin nicht in der Lage, etwas darüber zu sagen, ob die schwarzen Pigmentpartikelchen in Zellen zu liegen pflegen. Es macht den Eindruck, dass dem nicht so ist, doch weiss ich aus Erfahrungen an Wirbelthieren, wie sehr man sich hierin täuschen kann, und machen es die sogleich zu besprechenden Pigmentverschiebungen fast undenkbar, dass keine Zellen dabei im Spiele sind. Wo sollte die Quelle der bewegenden Kraft sonst sein?

III. Die photomechanische Wirkung am Retinapigment. Es ist mir nicht gelungen, bei Insecten eine mechanische Wirkung des Lichtes auf das Retinapigment nachzuweisen. Um so sicherer gelingt dieses aber bei Krebsen. Ich kann die Beschreibung des Pigmentes dieser also am besten vereinigen mit der Besprechung meiner Erfahrungen über die photomechanischen Aenderungen an demselben.

Ich beginne mit Palämon (Fig. 51 und 52, Taf. V), einem weit verbreiteten Langschwänzer, dessen Augen sich leicht schneiden lassen und der deshalb zu einer eventuellen Nachuntersuchung zu empfehlen ist.

Im Dunkelauge (Fig. 51) gewahrt man die zwei beschriebenen Schichten des Tapetums, und in ihrer Mitte, also gleich hinter der Membrana fenestrata, das Lager schwarzen Pigmentes. Querschnitte durch die hintersten Enden der Sehstäbe zeigen zierliche, durchsichtige Sterne, die Sehstäbe und diese vom Tapetum umgeben. Im Dämmerungsauge[1] ist ein Theil des Pigmentes aus seiner ursprünglichen Stellung verschwunden, d. h. das Pigmentlager hinter der Membrana fenestrata ist nicht mehr so dicht, dafür findet sich jetzt Pigment in nennenswerther Menge zwischen den Sehstäben, und insbesondere an deren vorderen Enden angehäuft. Doch ist das Tapetum, das die hinteren Enden umgibt, immer noch sehr schön sichtbar. Einzelne Fäden aus Tapetummasse durchbrechen, indem sie nach vorne dringen, die Schichte von Retinapigment, treten bis an das Irispigment heran, durchbrechen auch dieses noch, um sich mit dem Iristapetum zu verbinden. Im Lichtauge (Fig. 52) sieht man die Sehstäbe in ihrer ganzen Länge reichlich von Pigment umhüllt. Die Zone hinter der Membrana fenestrata, welche ursprünglich das Pigment enthielt, beherbergt nur mehr spärliche Reste desselben, dafür sieht man jetzt in ihr reichlichere Massen von Tapetum, die mit der dahinterliegenden Tapetumschichte

---

[1] So nenne ich in Kürze das Auge eines Thieres, das im Hintergrunde eines Zimmers am Tage getödtet wurde, „Lichtauge" nenne ich das Auge, wenn das Thier im directen Sonnenschein getödtet worden war.

verschmelzen, so dass diese letztere nach vorne allmählich auszuklingen scheint. Dieser Zuschuss an Tapetumsubstanz ist wahrscheinlich nur ein scheinbarer, indem früher das Tapetum im Ganglion theilweise vom Pigment verdeckt war.

Es ist sehr schwer zu sagen, ob diese verschiedenen Bilder nur durch Verschiebung des Pigmentes zu Stande kommen, oder ob auch das Tapetum Lageveränderungen eingeht. Ich glaubte zuerst, letzteres annehmen zu müssen. Je genauer ich aber prüfte, desto wahrscheinlicher wurde es mir, dass nur das Pigment Wanderungen macht und dass die verschiedenen Bilder, welche die Tapetummasse darbietet, nur der Ausdruck grösserer oder geringerer Verdeckung durch Pigment sind. Wenn z. B. die vorderste Schichte des Ganglion opticum am Dunkelauge fast kein Tapetum erkennen lässt, so rührt das wohl daher, dass das Pigment das auffallende Licht absorbirt, ehe es an die Tapetumkörner gekommen ist. Aehnlich ist es mit der Tapetumlage am hinteren Ende der Sehstäbe, die an manchen Lichtaugen ganz zu verschwinden scheint. Es rührt dieses wohl nur daher, dass das Pigment nicht so weit nach vorne gewandert ist, wie in dem der Fig. 52, Taf. V zu Grunde liegenden Auge.

Von besonderem Interesse und für das Verständniss der optischen Wirkung wichtig ist es noch, zu sehen, wo das Pigment beim Uebergang vom Dunkelauge zum Lichtauge nach vorne kriecht. Ich habe erwähnt, dass beim Dunkelauge der sternförmige Querschnitt des Sehstabes am hinteren Ende desselben direct vom Tapetum umgeben ist. Am Dämmerungsauge gewahrt man nun im Innern dieses Sternes, und zwar gerade die Strahlen desselben erfüllend, Pigmentmasse, so dass von dem ganzen Stern nur das stark lichtbrechende Centrum, das Rhabdom durchsichtig bleibt (vgl. ein analoges Bild von Pisa f. in Fig. 49, Taf. V). Um sich hiervon zu überzeugen, muss man am ziemlich dünnen Schnitt einen Querschnitt abwechselnd im auffallenden und im durchfallenden Lichte beobachten; im lezteren Falle sieht man nichts von der Sternzeichnung, sondern nur das helle Rhabdom; im zweiten Falle sieht man den Stern dunkel, begrenzt von dem hellen Tapetum; ähnlich wie *d* in Fig. 50, wobei man sich im Centrum noch das helle Rhadom zu denken hat. Durch geschicktes Abblenden des Lichtes kann man sich dann auf das unzweifelhafteste von der Anwesenheit der Pigmentkörnchen in den Strahlen des Sternes überzeugen. Ja bei Carcinus maenas konnte ich an gewissen Stellen sehen, dass das Pigment noch nicht den ganzen Sternstrahl durchsetzt, sondern da, wo der Strahl kolbig aufgetrieben war, in der Mitte noch eine unpigmentirte Stelle zurückliess. (Man denke sich in *d* Fig. 50 die beiden horizontalen Sternstrahlen noch stärker kolbig aufgetrieben, als es die Figur zeigt, und in der Mitte ihrer kolbigen Auftreibung durchsichtig.) Ich beobachtete zwei bis vier solche unvollkommen pigmentirte Sternstrahlen an einem Sehstab.

Man wird vielfach finden, es sei nicht denkbar, dass das Pigment in den Sehstab selbst eindringt; auch sei es sehr unwahrscheinlich, dass

dieser am hinteren Ende einen sternförmigen Querschnitt habe. Es mag sein, dass meine Deutung der vorliegenden Bilder einmal eine Correctur erfahren wird, wenn das Krebsauge genauer erforscht sein wird, vorläufig aber scheint mir meine Deutung die nächstliegende zu sein. Denn das stark brechende, glashelle Centrum des Sternes ist doch wohl das Rhabdom, und was darum liegt, hat sternförmige Begrenzung. Nun mag wohl sein, dass das nur ein Theil dessen ist, was man gewöhnlich Sehstab nennt, dann müsste eben in dem äusseren Theile desselben das Tapetum, im inneren das Pigment liegen.

Wie die Deutung in morphologischer Beziehung auch sein mag, so ist doch klar, dass, während im Dunkelauge das durch Sehstab und Rhabdom nach hinten gelangte Licht hier auf das Tapetum stiess, also reflectirt wurde, schon im Dämmerungsauge sich Pigment zwischen den einfallenden Lichtstrahl und das Tapetum geschoben hat, die Reflexion also verhindert wird.

Es scheint aber, dass nicht nur auf diesem Wege Pigment nach vorne rückt, dass vielmehr die Hauptmasse desselben zwischen den Sehstäben und den da gelagerten grösseren Tapetummassen hindurch wandert, um die von Tapetum freien vorderen Hälften der Sehstäbe zu umhüllen; ganz besonders massig liegt es dann im Lichtauge gerade in der Ebene der vorderen Enden der Sehstäbe. Zwischen ihm und dem weit nach rückwärts geschobenen Irispigment bleibt aber immer eine freie Zone.

Untersucht man Dunkel- und Lichtauge (Fig. 51 und 52) mit dem einfachen Mikroskope, so erhält man den Eindruck, dass im Dunkelauge zwei Tapetumschichten durch eine Pigmentschichte getrennt sind, während im Tagauge vorne eine Pigmentschichte und dahinter zwei Tapetumschichten liegen. Es erscheinen bei letzterem aber häufig die beiden Tapetumschichten zu einer verschmolzen, und das Pigment ist thatsächlich jetzt in einer Zone, in der früher weder Tapetum noch Pigment war.

Ich will nicht unerwähnt lassen, dass ich bei einer Reihe von Individuen von Palämon, deren mir zwei Species zur Verfügung standen, das hier geschilderte Verhalten des Pigmentes am Dunkel-, Dämmerungs- und Tagauge beobachtet und mich von dessen Richtigkeit überzeugt habe, dass ich aber andererseits doch auch ein Dunkelauge geschnitten habe, bei dem in einer Ausdehnung von etwa zwei Dritttheilen der Netzhaut etwas Pigment vor dem Tapetum lag. Auch bei anderen Krebsen sind mir einige Unregelmässigkeiten in dieser Richtung aufgefallen. Da andererseits aber die geschilderte photomechanische Wirkung des Retinapigmentes eine leicht und sicher nachweisbare ist, so erkläre ich mir die Fälle, in welchen dasselbe nicht die erwartete extreme Stellung einnimmt, dadurch, dass ich doch fast immer genöthigt war, um die Thiere zu tödten entweder den Dunkelkasten oder das Dunkelzimmer ein wenig zu erhellen, um die Thiere überhaupt fangen zu können. (In anderen Fällen hatte ich sie in einem kleinen Behälter, aus dem ich im Dunkeln das Wasser abgiessen und

durch Alkohol ersetzen konnte.) Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass diese, wenn auch nur kurze und sehr mässige Belichtung ausgereicht hat, in jenen wenigen Fällen das Resultat zu trüben. Ich habe selbstverständlich immer Verschiebungen im geschilderten Sinne gesehen, nur betreffs der extremen Licht- und Dunkelstellungen kann von Unregelmässigkeiten die Rede sein. Eine andere Ursache für dieselben kann man im Gesundheitszustande der Thiere finden. Habe ich ja doch schon erwähnt, dass die photomechanische Wirkung auf das Irispigment bei matten und absterbenden Thieren nicht sicher nachzuweisen ist.

Auch bei der grossen Languste (Palinurus) untersuchte ich Dunkel-Dämmerungs- und Lichtaugen und fand im ersteren das Retinapigment hinter dem Retinatapetum (rechte Hälfte der Netzhaut in Fig. 50, Taf. V). Allerdings gab es auch in diesem Auge eine grössere Strecke, an welcher, wahrscheinlich weil es doch einiger Zeit der Belichtung bedurfte, um das grosse und sich ernstlich wehrende Thier zu fangen und ihm dem Kopf abzuschneiden (dieser wurde dann erst in Alkohol gelegt), schon einiges schwarzes Pigment vor die Tapetumlage getreten war (linker Theil der Netzhaut in der genannten Figur). Schon am Dämmerungsauge war dies durchaus der Fall. Man sah die vorderen Enden der Sehstäbe nicht oder kaum, weil sie von Pigment umhüllt waren, und hinter diesem Pigmente kam die auch von vielfachen Pigmentstreifen durchsetzte Tapetumschichte. Auffallend ist, dass ich bei Palinurus sowohl im Dunkelauge als auch im Dämmerungsauge alles Tapetum und alles Pigment in der Schichte der Sehstäbe fand; im Ganglion opticum ist nichts davon. Auch bei diesem Thiere fand ich wie bei Palämon die Querschnitte der Sehstäbe als siebenstrahlige Sterne, und am Dämmerungsauge die Strahlen der Sterne pigmenthaltig, nach aussen davon Tapetumsubstanz (*d* Fig. 50). Uebrigens sah ich in den hintersten Theilen der Sehstäbe auch im Dunkelauge schon etwas, allerdings weniger Pigment, was wohl mit dem erwähnten Umstande zusammenhängen dürfte, dass es kein Dunkelauge im strengen Sinne war.

Sehr schöne und schlagende Resultate betreffs der Ausgiebigkeit der Pigmentverschiebung ergab mir Sicyonia sculpta. Hier sind deutliche quergestreifte Sehstäbe vorhanden, welche durch eine ziemlich dicke Membrana fenestrata von der Schichte des Ganglion opticum getrennt sind, in der sich die Nervenverzweigungen befinden (Fig. 53, 54, Taf. V, und Fig. 39, Taf. IV). Hinter dieser Schichte kommen noch sehr wohl ausgebildete Abtheilungen des Sehganglions. Im Dunkelauge nun liegt alles Retinapigment *(r. p.)* in der Schichte der Nervenverzweigungen, und das Tapetum umhüllt als vordere Schichte *(r. t.)* die hinteren Enden der Sehstäbe, und als hintere Schichte *(t)* nimmt es die Zone des Ganglion opticum ein, die an die Nervenfaserschichte angrenzt. Beim Dämmerungsauge sowohl, wie beim Lichtauge ist die Schichte der Nervenverzweigungen vollkommen pigmentfrei geworden, enthält auch kein Tapetum, und das Pigment ist durch die

vordere Tapetumschichte hindurch an die vorderen Enden der Sehstäbe gewandert, die es umhüllt. Es ist so das Retinapigment, indem es nach vorne wanderte, recht nahe an das sehr stark nach rückwärts verschobene Irispigment *(i. p.)* herangerückt. In der vorderen Tapetumschichte scheint bei diesem Thiere gar kein Pigment zurückgeblieben zu sein, so dass hier nicht, wie ich es beim Palämon geschildert habe, im Lichtauge eine Absorption der Strahlen am hinteren Ende der Sehstäbe stattfindet, sondern es wird der grösste Theil des Lichtes durch das vorgelagerte Pigment schon absorbirt, ehe er in die Sehstäbe eindringt. Wahrscheinlich gelangt ungeschädigt nur jenes Strahlenbündel in einen Sehstab, das in der Scheide des zugehörigen Krystallkegels verläuft. Das Gleiche ist natürlich auch bei dem Palämon vorauszusetzen, dessen Sehstäbe ja nicht nur hinten, sondern auch vorne von Pigment eingehüllt werden, wenn Licht einwirkt.

Es ist nicht daran zu vergessen, dass sich vom Krystallkegel bis zum Sehstab bei diesen Krebsen ein pigmentfreier Strang hinzieht, ja es lehrte Max Schultze, der diesen Strang mit zum Krystallkegel rechnete, dass er den Sehstab an seinem vorderen Ende umklammere. Also weder das Irispigment, noch das Retinapigment, wenn letzteres auch noch so dicht an dem vorderen Ende des Sehstabes angehäuft ist, kann das Lichtbündel des zugehörigen Krystallkegels ganz abblenden. Beide Arten des Pigmentes aber scheinen sich bei diesen Augen darin zu unterstützen, aus dem Superpositionsbild das viel lichtschwächere Appositionsbild zu machen, wie wir dasselbe bei den Tagthieren kennen gelernt haben.

Ein ebenso deutliches Resultat ergab mir Nica edulis, bei welchem Krebse die Verhältnisse sehr ähnlich sind wie bei Sicyonia. Im Dunkelauge liegt das Retinapigment wieder hinter der Membrana fenestrata gemischt mit Zügen von Tapetum. Die Hauptmasse des Tapetums ist aber wieder in den beiden Schichten abgelagert, zwischen den hinteren Enden der Sehstäbe und hinter der Pigmentlage im Ganglion opticum. Im Lichtauge ist das Pigment aus dem Ganglion verschwunden, und findet sich in eigenthümlicher Mischung mit dem Tapetum zwischen den Sehstäben, hauptsächlich an deren vorderem Antheil.

Bei Scyllarus konnte ich ein Tapetum nicht nachweisen. Das Retinapigment verhält sich hier ähnlich wie bei den Kurzschwänzern. Es lag im Dunkelauge um die hinteren Enden der Sehstäbe angehäuft, und rückt bei Belichtung an die vorderen Enden.

Auch bei unserem Flusskrebs ist es mir, freilich erst nach mehrfachen vergeblichen Versuchen, gelungen, die Verschiebung des Retinapigmentes auf Lichtwirkung nachzuweisen. Es zeigte sich da wieder, dass die Thiere in gutem Zustande sein müssen, soll der Versuch gelingen. Mehrfach nämlich war er mir fehlgeschlagen, auch in Bezug auf das Irispigment, offenbar weil die Thiere nicht munter genug waren. Er gelang erst, als ich die gekauften Thiere mehrere Tage bei gutem Futter in einer Cisterne in fliessendem Wasser gehalten hatte, dann eine Anzahl derselben

in dunkler Nacht mit Alkohol tödtete, eine andere Anzahl, nachdem sie dem hellen Sonnenschein ausgesetzt waren.

Der Flusskrebs (Astacus) hat nur eine deutliche Tapetumlage, zwischen den hinteren Enden der Sehstäbe. Im Dunkelauge liegt das Pigment in der Nervenfaserschichte des Ganglion opticum. Im Lichtauge ist es hier zum grössten Theile verschwunden und umhüllt jetzt in dicken Massen die vorderen Antheile der Sehstäbe.

Wie oben erwähnt, haben die von mir untersuchten Exemplare von Peneus membranaceus kein oder fast kein Pigment in der Retina, wohl aber die üblichen zwei Lagen von Tapetum. Mit Rücksicht auf die genannte Schwierigkeit, bei den wechselnden Pigmentmengen anderer Krebse zu beurtheilen, ob auch das Tapetum Verschiebungen erleidet, schnitt ich mehrere Augen dieses Krebses, und fand im Dunkel- und im Dämmerungsauge das Verhalten des Tapetums ganz gleich. Bei einem Lichtauge aber war die ganze hintere Tapetumschichte (*t* Fig. 47) verschwunden. Ich will nicht wagen, aus diesem Befunde zu folgern, dass auch Tapetummasse von hinten nach vorne wandern kann, erwähne ihn aber doch; vielleicht veranlasst dies einen Forscher, dem diese schönen Krebse lebend zur Verfügung stehen, die Frage nach einer Tapetumverschiebung an ihm zu beantworten. Möglich auch, dass es sich in meinem Falle nur um eine individuelle Eigenthümlichkeit gehandelt hat.

Was nun die halb- und die kurzschwänzigen Krebse betrifft, so gestalten sich hier die Dinge etwas anders als bei den Langschwänzern. Das Pigment pflegt nicht in so scharf getrennten Schichten aufzutreten, sondern die Bewegungen desselben haben mehr den Charakter einer Verschiebung der Hauptmasse nach der einen oder nach der anderen Richtung. Wo die Sehstäbe bis an die Krystallkegel heranreichen, vermischt sich das nach rückwärts rückende Irispigment mit dem nach vorne wandernden Retinapigment, so dass eine Grenze zwischen beiden nicht mehr erkannt werden kann. Es liegt dann das Irispigment vielfach um die vorderen Enden der Sehstäbe (Fig. 49 oder 56), so dass man es für Retinapigment erklären könnte. Da sich aber dieses selbe Pigment im Dunkelauge zwischen den Krystallkegeln befindet, muss man, glaube ich, doch bei der Bezeichnung und bei der Unterscheidung der beiden Pigmentarten verbleiben. Im Dunkelauge sind sie eben ganz wohl voneinander getrennt.

Bei Dromia vulgaris (Taf. V, Fig. 55, 56) zeigten mir Durchschnitte durch Dunkel-, Dämmerungs- und Lichtaugen Folgendes: Im Dunkelauge sind die hinteren Enden der Sehstäbe von einer Tapetumlage umgeben, die vorderen sind frei von Tapetum wie von Pigment. Zwischen dem Tapetum fand sich in einem Dunkelauge auch etwas Pigment, in einem anderen war in dieser Schichte gar kein Pigment vorhanden. Dieses liegt vielmehr in reicher Anhäufung gleich hinter der Membrana fenestrata im Ganglion opticum. Schon im Dämmerungsauge, ebenso im Lichtauge, war

das Pigment von hier gänzlich verschwunden, und fand sich in dichter Lage, die Anschwellungen der Sehstäbe umhüllend.

Pagurus hat kein nachweisbares Tapetum, und an Stelle desselben liegt auch im Dunkelauge zwischen den hinteren Enden der Sehstäbe Pigment. Auch in den anstossenden Theilen des Ganglion opticum ist viel Pigment angehäuft. Beim Lichtauge aber ist dasselbe am letzteren Orte wieder fast ganz geschwunden, dafür sind die Anschwellungen der Sehstäbe nicht nur in ihrem hinteren, sondern auch im vorderen Theile reichlich mit Pigment überzogen. Doch setzt es sich in meinen Fällen nicht so weit nach vorne fort, dass es mit dem Irispigment verschmelzen würde.

Bei Maja (Taf. IV, Fig. 41, 42) konnte ich eine Wanderung des Retinapigmentes nicht sicher nachweisen.

Pisa (Taf. V, Fig. 48, 49) hat am hinteren Ende der Sehstäbe eine Schichte, die aus Tapetumsubstanz von schwach reflectirender Wirkung besteht. Ihre Lage und Anordnung ist ganz die der vorderen Tapetumschichte anderer Krebse. Im Dunkelauge liegt das Pigment wieder in der Faserschichte des Ganglion opticum, und ragt nur mit spärlichen Antheilen durch die Membrana fenestrata in die Retina hinein. Im Lichtauge hat es seinen Platz verlassen und umhüllt die Anschwellungen der Sehstäbe. Dabei zieht es sich in sieben zierlichen Strängen an jedem Sehstab hinan, ist aber im Strange selbst intermittirend, so dass es dunkle, in Reihen gestellte Punkte bildet. Ein Querschnitt durch den Sehstab an der Stelle des Ueberganges der dünnen in die dicke Abtheilung zeigt einen siebenstrahligen[1] Stern *(e)*, dessen Strahlen durch Pigment gebildet sind und in dessen Innerem das durchsichtige Rhabdom liegt. Weiter hinten *(f)* ist das Pigment wesentlich reducirt, und um dasselbe herum ist Tapetumsubstanz gelagert. Es liegt vielleicht an der schwachen reflectirenden Wirkung dieses Tapetums, dass man gerade bei diesem Thiere kernhaltige Zellen als Träger des Tapetums erkennt. (Vgl. den Querschnitt *d* durch die Füsse der Sehstäbe Fig. 48.)

Ganz ähnlich verhält sich Portunus (Taf. IV, Fig. 37, 38). Nur sah ich bei diesem Krebse nichts, was man für Tapetum halten kann; dafür ist schon im Dunkelauge (Fig. 37) die hintere Hälfte der spindelförmigen Verdickung des Sehstabes mit Pigment überzogen *(a, b)*, welches auch wieder dem Querschnitte das Bild eines siebenstrahligen Sternes gibt, in dessen Centrum das lichte Rhabdom liegt. In der Faserschichte des Ganglions ist viel Pigment angehäuft. Dieses wandert beim Lichtauge (Fig. 38) nicht vollständig, aber zum grossen Theile in die Retina, wo man es nun um die vorderen Hälften der spindelförmigen Anschwellungen recht dicht angehäuft findet. Es liegt hier jetzt dichter als an der hinteren Hälfte, an der es beim Dunkelauge allein war.

Galathea (Taf. V, Fig. 45, 46) hat ein Tapetum zwischen den hinteren Enden der spindelförmigen Erweiterungen der Sehstäbe. Aber

[1] Die Zeichnung ist in der Tafel unvollkommen wiedergegeben.

auch beim Dunkelauge fand ich hier schon ziemlich viel Pigment, das den Sehstäben näher liegt als die Tapetummassen. Es mag sein, dass dies wieder von einer kurzen Belichtung vor der Tödtung herrührt; vielleicht ist aber bei diesem Thiere wirklich die Netzhaut in der Dunkelheit nicht vollkommen pigmentfrei. Hinter der Membrana fenestrata ist im Dunkelauge viel Pigment. Das Lichtauge zeigt daselbt fast keines mehr, dafür sind die vorderen Hälften der Anschwellungen reichlich mit Pigment überzogen. Ja dasselbe ist auch von den hinteren Enden der Sehstäbe aus nach vorne gewandert, so dass jetzt das Tapetum allein jene Schichte beherrscht. Bei diesem Auge verschmelzen bei Belichtung wieder Iris- und Retinapigment, indem sie gemeinschaftlich den Sehstab in seiner ganzen Ausdehnung mit Ausnahme des eben genannten hintersten Theiles umhüllen.

Bei Carcinus maenas geschah es mir, dass sich im Innern des Auges Sublimatniederschläge bildeten. Diese Augen waren nämlich in Rabl'scher Flüssigkeit gehärtet. Da diese Niederschläge wenigstens theilweise mit Tapetummasse verwechselt werden können, so sehe ich hier von diesen Augen ganz ab.

Endlich untersuchte ich noch Squilla mantis, und fand in deren Augen kein Tapetum und auch keine Lichtverschiebung des Retinapigmentes.

Die meisten Dekapoden also, am exquisitesten die Langschwänzer, besitzen in ihrer Netzhaut ein körniges Tapetum, das die hinteren Enden der Sehstäbe umhüllt und als Reflexionsapparat wirkt. Bei Belichtung des Auges schiebt sich erstens zwischen das Rhabdom des Sehstabes und die Tapetummasse bei vielen Thieren schwarzes Pigment von hinten nach vorne und behindert demnach die Reflexion; auch wo dieses nicht geschieht, lagert sich zweitens die grösste Masse des Pigmentes an die vorderen Enden der Sehstäbe, diese einhüllend, und von ihnen das Licht abblendend. In der Regel kommt dieses Pigment aus den vordersten Lagen des Ganglion opticum.

VI. CAPITEL.

Augen mit ungleichmässigem Bau.

Es ist schon gelegentlich erwähnt worden, dass die verschiedenen Antheile eines Auges Differenzen im Baue aufweisen können. Insbesondere am Rande des Auges können Corneacylinder und Kegel, auch die Sehstäbe eine andere Lage gegen die Hornhautoberfläche haben, als im Centrum des Auges. Doch sind dies unbedeutende Differenzen, die wir in functioneller Beziehung schon gewürdigt haben. Es kommen aber bei gewissen Thieren viel bedeutendere Unterschiede im Baue verschiedener Abschnitte ihres Auges vor, und diese sollen jetzt mit Rücksicht auf ihre optische Wirkung besprochen werden.

Ein ganz häufiges Vorkommen, insbesondere bei Krebsen (unter den Insecten sind in erster Linie die Dipteren zu nennen) ist eine sehr nennenswerthe Ungleichheit in der Wölbung des Auges. Die Hornhaut kann in der Mitte des Auges einen weit grösseren Krümmungshalbmesser haben als an den Rändern: das Auge hat stark gekrümmte Ränder.

Nun haben wir oben gesehen, dass die Grösse des Netzhautbildes abhängig ist von dem Krümmungshalbmesser des Auges, sei dasselbe ein Superpositions- oder ein Appositionsbild. Es wird also in einem solchen Auge ein Gegenstand von bestimmter Grösse und Entfernung ein grösseres Bild entwerfen, wenn er mit den centralen Theilen gesehen wird, und das Netzhautbild des gesammten Auges wird in der Weise verzerrt sein, dass die Randtheile desselben in jenen Richtungen verkürzt sind, welche im Allgemeinen radiär zum Centrum des Sehfeldes stehen. Aehnliche Verzerrungen muss das Netzhautbild jedes Auges zeigen, das, wie es bei Krabben, aber auch bei Insecten sehr häufig vorkommt, in verschiedenen Richtungen verschiedene Krümmungen hat. So hat z. B. auch Squilla, abgesehen von einer ringförmigen Einkerbung (von deren Bedeutung noch die Rede sein wird), fast walzenförmige Augen mit abgerundeten Enden. Steht die Walze des Auges horizontal, so muss also das Netzhautbild einer Linie, die auch horizontal ist, um ein sehr bedeutendes, wahrscheinlich, um ein Vielfaches grösser sein als das Netzhautbild derselben Linie, in derselben Entfernung, wenn sie vertical steht. Aehnliche, wenn auch nicht so starke

Differenzen kommen aber vielfach vor; Schmetterlinge, besonders die Nachtschmetterlinge und einige langschwänzige Krebse, z. B. Palinurus, Homarus, Palämon haben Augen, deren Corneakrümmung sich einer sphärischen sehr nähert, die Mehrzahl der Käfer, der Dipteren, der Kurzschwänzer und noch viele andere haben aber Augen, die von der Kugelform sehr nennenswerth — schon mit freiem Auge erkennbar — abweichen. Diese haben also sämmtlich Netzhautbilder, die der Projection des Sehfeldes geometrisch unähnlich sind, eine vom sinnesphysiologischen Standpunkte aus interessante Thatsache, deren Deutung uns noch im Capitel X über das Sehen beschäftigen soll.

Bei manchen Gattungen der Libellulinen, z. B. bei Cordulegaster, sieht man beim Anblick des lebenden Thieres sogleich, dass sich der nach oben gewendete Antheil des Auges anders verhält als der seitliche und untere. Die Krümmung ist eine andere, wie man sofort an der Grösse der Spiegelbilder erkennt, die Farbe, und vor Allem ist die Zeichnung eine wesentlich verschiedene. Während man im seitlichen und unteren Theile jene optischen Phänomene sieht, die ich unten als Pseudopupillen beschreiben werde, sieht man im oberen Theile nichts davon. (Vgl. die Abbildungen eines Libellenauges Taf. VII, Fig. 66, 67.)

Fertigt man Schnitte durch das gehärtete Auge an, so gewahrt man, bei grossen Thieren mit freiem Auge, dass die Schichte des Augapfels, welche das eigentliche Auge darstellt, also von der Cornea bis zur Membrana fenestrata reicht, im oberen Theil des Auges dicker ist als im übrigen; dass der Uebergang ein ziemlich plötzlicher und die Färbung eine andere ist. Bei der mikroskopischen Untersuchung (Taf. VI, Fig. 58, 59) stellt sich z. B. bei der genannten Art heraus, dass jedes Facettenglied im unteren Theil des Auges in allen seinen Bestandtheilen kleiner ist als im oberen, dass es auch in seiner Gestalt von dem oberen abweicht, indem es relativ länger ist, dass in ersterem der hintere Theil der Krystallkegel, sowie die ganzen Sehstäbe schwarz pigmentirt sind und nur der vordere Theil der Kegel von farbigem Pigment umkleidet ist, während im oberen Augenabschnitt gar kein schwarzes Pigment vorkommt, sondern durchaus von farbigem ersetzt ist. Der Uebergang der beiden Augentheile, was das Pigment betrifft, ist ein so plötzlicher, dass neben einem typisch schwarz pigmentirten Facettenglied vielleicht eines kommt, das weniger schwarzes Pigment enthält, dessen Nachbar aber dann schon gar kein solches mehr besitzt. Der Uebergang, was die Dimensionen betrifft, ist ein etwas weniger schroffer.

Auch Libellula depressa zeigt diese Differenz der Augenabtheilungen. Ich mass die Grösse der Corneafacetten am abgepinselten Auge und fand den Durchmesser, gerechnet als Entfernung zweier gegenüberliegender Winkel des Sechseckes, im oberen Theile des Auges = 0·059 Millimeter, im unteren Theile 0·033 Millimeter. Sie sind also oben fast doppelt so gross wie unten. Die Entfernung von der Vorderfläche der Cornea bis zur Spitze

des Krystallkegels war bei Libellula vulgata im oberen Augenantheil 0·216 Millimeter, im unteren 0·133 Millimeter, die grösste Breite des Kegels oben 0·058, unten 0·023 Millimeter.

Den Unterschied in der Grösse der Corneafacetten und in der mit freiem Auge sichtbaren Färbung des Auges hebt übrigens schon Notthaft[1] hervor, wie es scheint, ohne mikroskopische Durchschnitte gemacht zu haben; auch hat er schon auf die Schärfe der Trennung der beiden Augentheile hingewiesen und Messungen über die Grösse der Facetten mitgetheilt. So fand er bei einem nicht näher bestimmten Individuum aus der Gattung Libellula die grösseren Facetten = 0·054, die kleineren 0·028 Millimeter, oder bei Aeschna 0·06 und 0·035 Millimeter. Auch bei Stratiomys, welche zu den Dipteren gehört, fand er analoge Differenzen und macht dann die Bemerkung: „Da nun, soviel mir bekannt ist, Facetten von zweierlei Grösse nebeneinander auf demselben Sehorgane nur bei Raubinsecten vorkommen, da ferner die das schärfere Bild ermöglichende feinere Facettirung fast immer auf die nach unten und vorne zu gerichteten Theile der Augenwölbung beschränkt ist, so liegt die Vermuthung nahe, es möchte diese Einrichtung in naher Beziehung zum Erjagen und Ergreifen der zu erbeutenden Thiere stehen...", welche Bemerkung uns noch unten beschäftigen soll.

Es gibt Vertreter der Familie der Libellulinae, bei denen sich die Verschiedenheit im Bau der beiden Augenantheile schon durch die Färbung verräth, so dass z. B. der obere dunkelblau, der untere lichtgrün ist. Auch bei Heuschrecken, z. B. Psophus stridulus (Lin.), kommt es vor, dass das Auge durch eine scharfe Linie in zwei verschieden gefärbte Hälften zerfällt. Bei Dipteren kehrt ein ähnliches Verhältniss wieder, wie wir es bei Libellen kennen gelernt haben. Die Corneafacetten sind bei vielen Arten im oberen Theil des Auges grösser als im unteren, und häufig sind die beiden Antheile auch verschieden in ihrer Färbung. Doch ist die Trennung hier keine so scharfe, wie bei Libellen. Girschner[2] hat die Pigmentirung des Dipterenauges genauer studirt.

Geradezu enorm ist die locale Differenz in den eigenthümlichen Augen von Phronima. Es werden uns diese alsbald näher beschäftigen, hier seien sie nur als exquisites Beispiel eines ungleichmässigen Baues angeführt. Ja das Auge einer Seite zerfällt in zwei so ungleich gebaute Abtheilungen, dass man füglich von zwei Augen einer Seite sprechen kann, umsomehr, als auch die Netzhaut in die entsprechenden zwei Abtheilungen zertheilt ist. Die Krystallkegel des oberen Antheiles sind um ein Vielfaches länger als die des seitlichen und unteren Antheiles, denn auch hier ist es der obere, der Scheiteltheil des Auges, der die grosse Abweichung von dem gewöhnlichen zeigt. Phronima, sowie die Libellen haben also ein besonderes Organ zur Beobachtung dessen, was ober ihnen, wenn sie in sitzender, normaler Stellung gedacht sind, vorgeht.

[1] l. c. S. 23.

[2] Einiges über die Färbung des Dipterenauges. Berl. Entomolog. Zeitschr. Bd. XXXI, 1887.

Die Lebensweise der Phronimiden ist mir nahezu unbekannt, bei den Libellen aber kann man sehr wohl einen Versuch zur Deutung der beiden Augenabtheilungen machen. Man beachte, dass wenigstens die grösseren Libellen eine Vorliebe haben, horizontal zu sitzen; man wird, so habe ich es in Erinnerung, nicht leicht eine finden, welche mit der Längsaxe ihres Körpers vertical oder stark geneigt sitzt, wenigstens nicht, während sie bei Tage ihr unstetes Leben führt; auch setzen sie sich mit Vorliebe tief, auf den Boden oder auf niedrige Pflanzen; nur wenn sie ihre Liebesspiele treiben, habe ich sie längere Zeit hindurch sich zwischen den Bäumen und hoch in der Luft herumtummeln gesehen. Sitzt also eine Libelle, wie das so oft vorkommt, auf einem Wege und will man sie beschleichen, um sie zu haschen, so sieht sie den Feind, oder das Netz mit dem oberen Theile des Auges; sieht sie aber eine andere Libelle oder ein Insect vorbeifliegen, denen sie aus Liebe oder aus Hunger nacheilt, so hat sie dieselben wieder mit dem oberen Theile des Auges erkannt; hat sie aber das Insect gefangen und ist im Begriffe es zu verzehren, so sieht sie diese ihre Beute mit dem unteren Theile des Auges, während der obere das Nahen der Gefahren oder das neuer Beute anzeigt. Ich habe schon an anderem Orte[1] darauf aufmerksam zu machen gesucht, dass die Insecten im Allgemeinen ihre Feinde und wohl auch ihre Freunde und ihre Beute, wenn sie sie durch das Auge wahrnehmen, an ihren Bewegungen bemerken oder erkennen. Immer sind es bewegte Objecte, welche die sitzende Libelle mit dem oberen Augentheil zu beachten hat, und sind es ruhende, die sie im unteren Theile ihres Sehfeldes interessiren.

Ich glaube also, dass die geschilderte Differenz im Bau des Auges darin seinen Grund hat, dass die eine Form günstiger ist zur Wahrnehmung von Bewegungen, die andere zur Wahrnehmung der Formen ruhender Objecte. Wie das möglich ist, soll besprochen werden, wenn von der Function des Sehens die Rede ist.

---

[1] Das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Wiener akad. Sitzber. Bd. LXXII, Abth. III, 1875.

VII. CAPITEL.

Kurze Beschreibung einzelner Augen von Insecten und Krebsen.

A. Insecten.

1. Tagschmetterlinge.

Pieris rapae (Rübenweissling) (Taf. VI, Fig. 61, und Taf. IV, Fig. 34 und 35). Ein typisches Tagauge mit Appositionsbild. Die Basen der Krystallkegel sind nennenswerth kleiner als die Flächen der Corneafacetten. Die vorderen Antheile der auch sehr kurzen Kegel sind in Iristapetum (*T*) eingebettet, der hintere Antheil in Irispigment, das sich in Streifen, welche die Tracheen umgeben, bis an das Retinapigment fortsetzt. Ein bei *a* angelegter Querschnitt (Fig. 35) zeigt die Sehstäbe mit je vier nicht zu einem Rhabdom verschmolzenen Stäbchen in ihrer Mitte, und umgeben von den Leydig'schen dicken Tracheen.

Melanargia hat ein Auge, das dem des Kohlweisslings durchaus ähnlich ist. Auch ein Iristapetum, auch vier stark lichtbrechende Stäbchen im Sehstab, die auf Querschnitten eine zierliche Quadratstellung zeigen, u. s. w.

Der Fuchs (Vanessa) (Taf. IV, Fig. 36) hat ein typisches Tagauge, ähnlich jenem des Kohlweisslings und anderer Tagschmetterlinge. Sonderbarerweise ist die Cornea, wie man schon mit freiem Auge sieht, reichlich mit langen Haaren besetzt (*a* der Fig. 36 zeigt ein solches am freien Ende abgeschnitten), die bei ihrer radiären Anordnung das Netzhautbild kaum stark stören werden, so wie sie auch die Pseudopupille und die Nebenpupillen ganz gut sehen lassen.

Epinephele (Taf. IV, Fig. 32, und Taf. VI, Fig. 64). Das Auge ist sehr ähnlich dem des Kohlweisslings. Man sieht das Rhabdom durch den ganzen Sehstab ziehen. An den hinteren Enden der Sehstäbe sind einzelne Kerne. Die Membrana fenestrata ist an manchen Schnitten isolirt und zeigt sich da mit Pigmentkörnchen besetzt. Hinter derselben liegen eigenthümliche kolbige Gebilde, die nach vorne in den Sehstab übergehen und hinten mit den pigmentirten Nerven in Verbindung zu stehen scheinen. Sie entsprechen der Netzhaut von Thompson-Lowne.

Lycaena (der Wiesenbläuling). Das typische Tagauge mit starken Wölbungen der vorderen Hornhautfacetten und eigenthümlichen Lücken zwischen den Pigmentscheiden der Krystallkegel. Hinter der Membrana

fenestrata wieder eine Reihe kernartiger Gebilde, wie bei gewissen Nachtschmetterlingen und Epinephele.

Auch hier wie bei anderen Tagschmetterlingen verlaufen die Sehstäbe nicht durchaus radiär, sondern an den Rändern des Auges in zierlichen Bogen, welche dadurch zu Stande kommen, dass die seitliche Begrenzung des Auges keine radiäre, sondern eine nach dem Innern des Auges hin convexe ist. Dieser Begrenzung schmiegen sich die Sehstäbe an, so dass sie etwa wie Blumenstengel in einer geschweiften Vase nach vorne auseinanderweichen.

2. Nacht- und Dämmerungsfalter.

Catocala nupta (Rothes Ordensband) (Taf. II, Fig. 15). Die Kegel dieses Auges zeigen Andeutungen einer Schichtung, wie ich sie bei Limulus beschrieben habe. An ihrer Spitze befindet sich ein eigenthümlicher durchsichtiger, auch wieder kegelförmiger Ansatz, den man für eine Erweiterung des vielleicht durch den ganzen Sehstab hindurchgehenden Rhabdomes ansehen könnte, wenn er nicht ein deutliches centrales Ende zeigte. Im dünnen Antheile des Sehstabes sitzen die ihm zugehörigen Kerne, ich zähle sechs bis sieben; es mögen aber immer sieben vorhanden sein, wie dies nach Grenacher zu erwarten ist. Ich habe auf die Feststellung dieser Zahl besondere Aufmerksamkeit zu lenken keine Ursache gehabt. Der dicke Antheil des Sehstabes zeigt im Innern am Querschnitt (Fig. 15 *a*) das Rhabdom. Nahe der Membrana fenestrata liegen unregelmässig, zwischen den Sehstäben angeordnet, Kerne und etwas Pigment. Die hier unzweifelhaft vorhandenen Tracheen sind durch die Behandlung mit Damar etc. unsichtbar geworden. Hinter der Membrana fenestrata liegen langgestreckte, sich mit Pikrokarmin gut färbende kernartige Gebilde *(b)*, die Retinaelemente von Thompson-Lowne.

Ich hatte nicht darauf geachtet, in welchem Zustande das Thier, dem Fig. 15 entnommen ist, getödtet worden war. Doch befindet sich der grösste Theil des Auges in ausgesprochenster Dunkelstellung, am Rande desselben aber findet sich eine Gruppe von Facettengliedern in ebenso ausgesprochener Lichtstellung; ein solches Facettenglied mit seinem Irispigment ist in die Zeichnung aufgenommen. (Es ist das letzte rechts.)

Dieses Pigment zerfällt hier wie auch in manchem anderen Auge mit doppelter Functionsweise in zwei sich gegen Licht ungleich verhaltende Abtheilungen. Ein feinkörniger dünner Pigmentbelag *(c)* bleibt nämlich, wie die Abbildung ersichtlich macht, an den Kegeln fixirt, es möge das eigentliche Irispigment was immer für eine Stellung einnehmen. Man könnte diese Pigmentlage dem vergleichen, was ich bei anderen Augen Iristapetum genannt habe, doch wirkt es hier nur insoferne als reflectirendes Tapetum, als es Veranlassung zu der dunkelbraunen Farbe des Auges gibt, die um die schwarze Pseudopupille sichtbar ist.

Leucoma (?) zeigt wieder das typische Auge des Nachtschmetterlings sehr ähnlich dem des rothen Ordensbandes (Fig. 15). Auch hier liegen die Kerne der Sehstäbe in nächster Nähe der Spitze der Krystallkegel, und enthält die vorderste Schichte des Ganglion opticum jene radiär gestellten kernartigen Gebilde. Das optische Verhalten des dioptrischen Apparates dieses Schmetterlings ist in Taf. V, Fig. 57, ersichtlich gemacht. Es ist die Corneafacette, (1) ein Querschnitt durch einen Kegel (2) und ein flach liegender Kegel (3) gezeichnet, wie sie unter dem Mikrorefractometer erscheinen.

Porthesia (Ocneria oder Cnophria?[1]) Nachtschmetterling (Taf. IV, Fig. 30, 31). Er hat ein typisches Auge mit doppelter Functionsweise, Sehstäbe, deren dünne Antheile verhältnissmässig lang sind. Die Krystallkegel haben eine Andeutung von Doppelschichtung, und zwar liegt an der Grenze der beiden Schichten bei *a* etwas Pigment. Dass am Dunkelauge das Irispigment doch noch über die Spitze der Kegel vorragt, rührt, wie ich vermuthe, daher, dass ich den Schmetterling kurz, ehe ich ihn tödtete, mit dem Augenspiegel untersuchte, um mich von seinem Augenleuchten zu überzeugen. Ich wusste damals noch nicht, dass die Pigmentverschiebung auf Lichtreiz so rasch eintritt, dass diese kurze Beleuchtung einen schon merklichen Effect hervorruft. Fig. 31 zeigt das Dunkelauge.

Lasiocampa quercifolia (Taf. IV, Fig. 28, 29). Der Bau des Auges entspricht vollkommen dem der schon beschriebenen Nachtfalter. Auch hier demonstriren die Zeichnungen die Verschiebung des Irispigmentes durch Lichtwirkung.

Makroglossa (Der Taubenschwanz) (Taf. II, Fig. 17, und Taf. VI, Fig. 63) hat das Auge eines Nachtschmetterlings, wie er ja auch zu diesen gehört. Er fliegt aber im hellen Sonnenschein. Zwischen seinen Sehstäben finden sich lange Pigmentfäden, wie ich solche bei einem anderen Nachtschmetterling nie gesehen habe. Leider habe ich keinen Versuch über die photomechanische Wirkung am Irispigmente dieses Thieres machen können, zweifle aber nicht daran, dass er sich in dieser Beziehung wie die übrigen Nachtschmetterlinge verhält, denn ich schnitt die Augen zweier Exemplare und es zeigte sich das Irispigment des einen in ausgesprochener Dunkelstellung, während es bei dem anderen in mässiger Lichtstellung war. Ich habe in Abbildung (Fig. 17) die Facettenglieder beider vereinigt gezeichnet und durch *a* und *b* unterschieden. Leider waren die dünnen Antheile der Sehstäbe, sowie die Muskelfasern des Irispigmentes nur im vorderen Theile erhalten.

3. Käfer.

Cantharis fusca (Taf. I, Fig. 9) hat ein Auge, das jenem von Lampyris splendidula in hohem Grade ähnlich ist, wie aus dem in vorstehenden Capiteln Mitgetheilten schon hervorgeht:

[1] Es ist in der Signirung meiner mikroskopischen Präparate ein Versehen geschehen, so dass ich nicht sicher weiss, welchem von den genannten drei Schmetterlingen die hier beschriebenen Augen angehören.

Die Krystallkegel sind mit der Cornea verwachsen, nur sieht man bei diesem Käfer eine Trennungsfläche dieser beiden. Sie hebt sich bei Färbung mit Säurefuchsin und Pikrinsäure in gesättigtem Tone ab. Im hinteren Ende der Kegel sieht man kleine, auch kegelförmige Gebilde eingelassen. Grenacher[1] hält diese für die eigentlichen Krystallkegel, welche hier von einer cuticularen Masse eingeschlossen sind. Es wird dies wohl richtig sein. Functionell wirkt das ganze Gebilde ebenso wie der Kegel in seiner Vereinigung mit der Cornea bei Lampyris wirkt. Man kann sich davon leicht am abgepinselten Auge überzeugen. Wer sich für die Frage nach der morphologischen Bedeutung dieser mit der Cornea vereinigten Kegel interessirt, dürfte bei einem anderen Käfer, nämlich Trichodes apiarius, Aufschluss erhalten. Ich sah nämlich bei diesem die hintere Wölbung der Cornea anscheinend in eine blätterig-gallertige Masse übergehen, die mir eine Vorstufe des Zustandes zu sein schien, der bei Cantharis fusca existirt. Das Leuchtkäferchen, bei dem der eingeschlossene Kegel nicht mehr gesehen wird, dürfte eine weitere Entwickelungsstufe darstellen.

Ich will übrigens hervorheben, dass nicht etwa nur die kleinen unscheinbaren, eingeschlossenen Kegel ein nennenswerthes Lichtbrechungsvermögen besitzen, wie man nach der Abbildung Grenacher's (l. c. Taf. XI, Fig. 127) hätte erwarten können, sondern dioptrisch wirksam ist gewiss der ganze grosse Kegel wie bei Lampyris.

Fig. 9 zeigt Kegel sammt anhaftender Corneafacette von einem Dunkelauge (*A*) und von einem Lichtauge *(B)*.

Colymbetes fuscus (Schwimmkäfer) (Taf. II, Fig. 16). Sein Auge ist dem des Dyticus sehr ähnlich. Es sind dies die einzigen zwei Augen von Insecten, die ich kenne, bei denen eine deutliche Lichtwirkung auf das Pigment besteht und die Sehstäbe doch wie bei Tagaugen in gleichmässiger Dicke von hinten bis vorne verlaufen. Ihre Kerne sitzen am vorderen Ende, also gleich hinter den Krystallkegeln. Die Corneafacetten wirken als Linsencylinder. Diese Augen bilden ein Gegenstück zu jenen der Rosenkäfer und deren Verwandten, insoferne als diese Sehstäbe haben, wie sie bei Nachtaugen vorzukommen pflegen, aber keine Irispigmentverschiebung, die genannten Schwimmkäfer aber umgekehrt Pigmentverschiebung, aber Sehstäbe ohne Trennung in die zwei Abtheilungen. Vielleicht hat dieses Vorkommen bei letzteren einen analogen Grund, wie ich ihn für erstere (siehe S. 67) vermuthungsweise ausgesprochen habe.

Dytiscus (Schwimmkäfer) (Taf. I, Fig. 6, 7). Abgesehen von der Grösse ist das Auge dem von Colymbetes so ähnlich, dass die Fig. 16 fast auch als Abbildung des Licht- und Dunkelauges dieses Käfers dienen könnte.

Tropinota hirtella (Taf. III, Fig. 23, 24). Sehr kleine und wegen der Pigmenteinbettung schwer sichtbare Krystallkegel, die einer dicken

[1] Sehorgan der Arthropoden, S. 130.

Hornhaut ansitzen. Die Sehstäbe haben einen dicken hinteren Antheil und einen dünnen vorderen, der am Krystallkegel in eine kolbenartige Erweiterung übergeht, in welche die Kerne eingelagert sind. Zwischen den dünnen Theilen der Sehstäbe gewahrt man an Querschnitten eine netzartige Zeichnung, die an jene bei Tagschmetterlingen erinnert und wahrscheinlich auch Querschnitten von Tracheen entspricht. Ein Iristapetum dürfte nur in geringen Andeutungen vorhanden sein; ich sah, dass dünne Lagen (bei *T*), die zwischen den vorderen Enden der Kegel sichtbar werden, das Licht stärker reflectiren, als das beim schwarzen Pigmente der Fall sein kann. Das Irispigment hört mit scharfem Rande nach hinten auf, ebenso das Retinapigment nach vorne. An keinem der beiden konnte ich in Folge der Einwirkung von Sonne oder Dunkelheit eine Aenderung wahrnehmen.

Ueber die Eigenthümlichkeiten dieses Auges, durch welche es den Augen mit doppelter Functionsweise ähnlich wird, aber doch kein solches ist, sowie über die Augen der verwandten Käfer vergleiche das auf S. 67 Gesagte.

Oryctes rhinoceros (Lin.). (Ich verdanke dieses Thier meinem Bruder Prof. Franz Exner, der es in Indien fing und für mich conservirte.) Das Auge ist durchaus dem von Tropinota hirtella ähnlich, nur sind die Cornea dicker, die Krystallkegel besser ausgebildet, überhaupt die einzelnen Elemente des Auges grösser. Die Lage des Irispigmentes, auch die zierlichen Querschnitte durch die Sehstäbe und die Tracheen sind wie bei jenem.

4. Diverse Insecten.

Libellula vulgata (Diplex) (Taf. VI, Fig. 58, 59. Vgl. auch Taf. VII, Fig. 66, 67). Das Auge zerfällt in eine obere, gelb pigmentirte Abtheilung (Fig. 58) und eine untere, hauptsächlich schwarz pigmentirte (Fig. 59). Schon mit freiem Auge erkennt man an Durchschnitten des ganzen Auges, dass die obere Abtheilung dicker ist, d. h. längere Facettenglieder hat; sie sind auch breiter. Die Messung der sechseckigen Hornhautfacetten ergab als Durchmesser von einem Winkel zum gegenüberliegenden gemessen für den oberen Antheil 0·059 Millimeter, für den unteren 0·033 Millimeter. Der Uebergang der beiden Augenabtheilungen ist, was die Grösse der Facettenglieder betrifft, ein ziemlich unvermittelter. Insbesondere aber geschieht das Auftreten des schwarzen Pigmentes so plötzlich, dass man in den Schnitten neben einem solchen, das nur gelbes Pigment enthält, eines findet, das schon reichlich schwarzes führt, und am zweiten Nachbar ist der Pigmenttypus schon vollkommen der der unteren Augenabtheilung. Hier kann man ein Iris- und ein Retinapigment unterscheiden, die aber nicht scharf voneinander getrennt sind. Vor dem Irispigment liegen gelbe, dem Iristapetum entsprechende Zellen. Diese sowie das gelbe Pigment im oberen Theile des Auges werfen Licht zurück, wenn auch nicht so reichlich, wie von einem eigentlichen Tapetum erwartet werden müsste.

Beide Augenabtheilungen entsprechen typischem Tagauge. Gewisse optische Erscheinungen, zu denen sie in ungleicher Weise Veranlassung geben, sind unten noch Gegenstand der Besprechung; sie machen, dass man die beiden Augenabtheilungen am lebenden Thiere sofort unterscheidet, nur erscheint da der Uebergang doch nicht so unvermittelt, wie ihn die Durchschnitte zeigen.

Die Larve einer kleinen Libelle (Agrion) zeigt ein Auge, das durchaus ähnlich gebaut ist und ähnliche Pigmentvertheilung hat, wie der untere Theil des (Taf. VI, Fig. 59) abgebildeten Auges einer ausgebildeten Libelle. Dementsprechend hat es auch ein ähnliches optisches Verhalten, z. B. in Bezug auf die Pupillen und Pseudopupillen (siehe unten).

Die Stubenfliege (Musca domestica) zeigte mir ausserordentlich zierliche und klare Bilder in Schnittserien. Insbesondere sieht man die Lage der verschiedenen Arten Kerne, ferner die Querschnitte durch die Sehstäbe und Rhabdome sehr gut, wegen Mangels jedes undurchsichtigen Pigmentes am in Alkohol gehärteten Auge. Dieselben waren mit Pikrokarmin gefärbt. Die Configuration ist die des (Taf. VI, Fig. 60) abgebildeten Fliegenauges von Eristalis, weshalb ich keine besondere Abbildung zu geben nöthig habe.

Eristalis. Stark gekrümmte vordere Corneaflächen und bis an die Krystallkegel reichende Sehstäbe von gleichbleibender Dicke charakterisiren das Auge als solches von einem am Tage munteren Landthiere. Das gelbe Pigment (nicht Tapetum) nimmt am hinteren Theile der Sehstäbe eine mehr kirschrothe Farbe an, was in der Zeichnung nicht wiedergegeben werden konnte. Schwarzes Pigment findet sich nur an den Grenzflächen zwischen je zwei Corneafacetten und in kleinen Härchen (*a* Fig. 60), welche dem Auge aufsitzen. Am Längsschnitt sieht man nichts von den „wurstförmigen" Tracheen, welche die Sehstäbe voneinander trennen. Wohl erkennt man sie am Querschnitt (Fig. 60 *c*), am besten allerdings am Zupfpräparat. Da sieht man, dass sie einen blind endenden langen Sack bilden, welcher einer recht dünnen Trachea entstammt. Diese dünnen Tracheenstämmchen durchbohren die Membrana fenestrata und stehen mit den hinter derselben liegenden Tracheen (*b* der Fig. 60) in Verbindung.

Die Hornisse (Vespa crabo) (Taf. III, Fig. 27) hat eine sehr dicke Cornea, kleine Krystallkegel, hat als echtes Tagthier gleichmässig dicke Sehstäbe, in deren Innerem man Stäbchenbildungen sieht und die in ihrem ganzen Verlaufe von Pigment umgeben sind. Dasselbe ist am vorderen und hinteren Ende besonders dicht gehäuft. Fig. 27 zeigt drei Facettenglieder aus dem Seitentheile des Auges, wo die optischen Axen derselben nicht senkrecht auf der Oberfläche der Cornea stehen. Die physiologische Bedeutung hiervon wurde S. 24 besprochen. Die Sehstäbe zeigt die Abbildung in einer Curve verlaufend. Es ist das nicht Resultat von Verschiebungen beim Härten und Schneiden, sondern, wie aus der Configuration des ganzen Auges hervorgeht, die natürliche Lage.

Locusta viridissima (Grüne Heuschrecke). Das Thier hat ein ausgesprochenes Tagauge, recht ähnlich jenem der Hornisse. Nur sind die Kegel bis gegen die Spitze hin in ein grüngelbes Pigment, also wieder eine Art Iristapetum gehüllt, welches das Licht stark reflectirt. Die Spitze der Kegel, sowie der ganze Sehstab und die Schichte der Opticusfasern des Ganglions sind reichlich mit Pigment versehen.

Sirex gigas. Auch das Auge dieses Thieres ähnelt sehr dem der Hornisse. Die einzelnen Cylinder der recht dicken Cornea stehen schief und nicht senkrecht auf der Oberfläche der Cornea, ebenso ist die Axe der Krystallkegel geneigt. Bei Tenthredo instabilis ist das durchaus nicht der Fall.

Tenthredo instabilis hat ein Auge, welches, was die einzelnen Facettenglieder anbelangt, sehr ähnlich ist dem der Hornisse. Nur sind die Cornea dünner und die Krystallkegel grösser.

B. Krebse.

1. Langschwänze.

Palämon (Taf. V, Fig. 51, 52, und Taf. VII, Fig. 69, 70) (ich untersuchte P. rectirostris und eine zweite nicht näher bestimmte Species) hat, wie schon Max Schultze abbildet, einen eigenthümlichen haubenförmigen Aufsatz am Krystallkegel, der in eine weiche Schichte hineinragt, die der hinteren Corneafläche anliegt. Die eigentlichen Krystallkegel sind, wie bei anderen Langschwänzen, aus vier Stücken longitudinal zusammengesetzt. An dieselben schliesst sich nach vorne noch ein kurzes Zwischenstück zwischen Kegel und Haube, und nach hinten schliesst sich jene Krystallkegelhülle an, die, enger werdend, bis an die Netzhaut reicht und, wie es scheint, mit einer gallertigen, in Tropfen coagulirenden Flüssigkeit gefüllt ist; der sich direct an den Kegel anschliessende Theil dieser Gallerte hat aber noch etwas festere Consistenz, gerinnt deshalb in etwas anderer und wechselnder Form. Zwischen den Hüllen befindet sich auch coagulirende, wie es scheint ziemlich flüssige Masse. Während z. B. bei Sicyonia die Krystallkegel kugelig begrenzte Endflächen haben, sind diese bei Palämon eben, so dass der grösste Theil der optischen Wirkung auf Linsencylinderbau bezogen werden muss. Die vorderen Enden der Sehstäbe sind in meinen Präparaten nicht deutlich, wohl aber die daselbst liegenden Kerne. Querschnitte durch die hinteren Theile der Sehstäbe zeigen diese sternförmig, in Tapetummasse eingebettet. Eventuell noch innerhalb der Tapetumlage eine Pigmentschichte. Typische Lichtverschiebung des Iris- und Retinapigmentes.

Merkwürdig sind bei diesem Thiere fadenförmige Verbindungen des Iristapetums mit dem Netzhauttapetum (Fig. 52). Letzteres besteht aus den üblichen zwei Schichten. Die Facetten der Cornea sind quadratisch.

Crangon hat ein Auge, das dem von Palämon recht ähnlich ist. Auch hier zwei Tapetumschichten der Retina und ein Iristapetum. Die

Sehstäbe haben eine zierliche Zeichnung, die durch regelmässig an ihrer Oberfläche vertheilte körnige Gebilde entsteht.

Nica edulis hat ein Auge, das durchaus ähnlich ist dem von Sicyonia sculpta und wie dieses Pigmentverschiebungen zeigt. Ich müsste die Fig. 53, 54 fast genau wiederholen, sollte ich das Auge zeichnen, was wohl überflüssig wäre. Der einzige Unterschied, der etwa auffällt, besteht darin, dass bei Nica mehr Tapetumsubstanz im Ganglion opticum eingebettet liegt, und zwar in Fäden vertheilt.

Der Bärenkrebs (Scyllarus) hat wohl ausgebildete, hinten schön linsenartig abgerundete, im Uebrigen fast cylinderförmige Krystallkegel hinter einer in quadratische Facetten getheilten Cornea. Das Irispigment, das den Kegeln in dünner, aber ziemlich compacter Schichte dicht anliegt, sendet einzelne fadenförmige — nicht scheidenförmige — Fortsätze ziemlich weit nach hinten.

Die Krystallkegelscheide ist mit einer sich an die convexe Fläche der Kegel anschliessenden Masse gefüllt, die sich gegen Färbungsflüssigkeit anders verhält als die ausserhalb der Scheiden gelegene Substanz, welche im Präparate den Eindruck coagulirter Flüssigkeit macht. Die Sehstäbe fand ich im Lichtauge mehr in die Länge gestreckt mit spindelförmiger Anschwellung, im Dunkelauge nähern sie sich der Walzenform. Ich halte nach Analogie mit anderen Krebsen die erst genannte Form für die natürliche und die andere, die ich übrigens auch bei einem Lichtauge fand, für den Ausdruck nicht gelungener Härtung. Sie sitzen auf einer Membrana fenestrata auf, hinter welcher die Schichte der Nervenverzweigungen folgt. Querschnitte durch die Anschwellung des Auges zeigen am Lichtauge das Rhabdom, dessen eigenthümliche Gestalt noch den siebenstrahligen Stern wohl erkennen lässt, umgeben von den pigmentirten Retinulazellen.

Am Irispigment konnte ich eine Verschiebung als Lichtwirkung nicht sicher erkennen, wohl aber an der Retina. Das Pigment liegt hier auch im Dunkelauge in der Netzhaut, aber nur an den hinteren Antheilen der Sehstäbe, die vorderen bleiben frei. Beim Lichtauge dagegen reicht das Pigment auch über die vorderen Theile und zeigt eine eigenthümlich streifige Anordnung, deren Erklärung ein Blick auf den sternförmigen Querschnitt des Sehstabes gibt. Die Schichten des Ganglion opticum fand ich bei diesem Krebse ganz pigmentfrei.

Sicyonia sculpta (Taf. V, Fig. 53, 54, und Taf. IV, Fig. 39) hat ein sehr schönes, leicht zu schneidendes Auge mit drei Lagen Tapetum und deutlicher Verschiebung von Iris- und Retinapigment. Die quergestreiften Sehstäbe beginnen erst eine geraume Strecke hinter den hinteren Enden der Krystallkegel. Diese Strecke ist durchzogen von den Scheiden der Krystallkegel, zwischen denen sich im Präparate coagulirte Flüssigkeit findet. Die Krystallkegel selbst haben schöne vordere und hintere kugelige Begrenzungsflächen. Die Corneafacetten sind quadratisch.

Das Irispigment wandert bei Lichtwirkung mit dem Iristapetum eine grosse Strecke nach rückwärts, das Retinapigment kommt aus dem Ganglion opticum und wandert durch die Membrana fenestrata und die Tapetumschichte bis an die vorderen Enden der Sehstäbe, die es einhüllt.

Die grossen kugeligen Augen von Palinurus (Langusta) (Taf. V, Fig. 50) haben einen mit freiem Auge präparirbaren Glaskörperraum, hinter dem, gerade wie beim Wirbelthierauge, die Retina liegt. Die Sehstäbe sind hier ziemlich klein. Der Bau des Auges ist ganz ähnlich dem von Palämon oder Sicyonia. Nur scheint es, dass das Retinapigment auch im Dunkelauge in der Netzhaut selbst liegt, aber hinter dem Tapetum. Im Dämmerungsauge schon liegt alles Pigment vor dem Tapetum. Der linke Theil des Netzhautstückes der Fig. 50 stellt das Stadium dar, in welchem eben das Pigment durch das Tapetum zu treten im Begriffe ist. Es hat die vorderen Enden der Sehstäbe noch nicht erreicht, liegt aber schon zum Theile zwischen ihnen und vor der Tapetummasse. Die seitlichen Theile dieses selben Auges zeigen das Netzhautpigment noch in Dunkelstellung. Ich habe eine solche Stelle rechts in Fig. 50 abgebildet. Dahingestellt muss ich es lassen, ob das Irispigment bei Palinurus auch im Lichtauge die Stellung hat, welche diese Figur zeigt, denn in einem Auge aus diffusem Tageslicht sieht es auch so aus, wie in dem abgebildeten unvollkommenen Dunkelauge.

Die Scheiden der Krystallkegel, im Querschnitt *b* gut zu sehen, sind wieder mit einer Substanz gefüllt, die, soweit sie sich an den Kegel anschliesst, stark lichtbrechend und homogen erscheint, weiter nach hinten aber sich in tropfenartige Coagula auflöst. Die Cornea lässt an ihrer vorderen Fläche keine Facetten erkennen; an der hinteren scheint eine weiche Hypodermisschichte zu liegen, die deutliche quadratische Facetten zeigt.

Astacus fluviatilis lieferte mir keine hinlänglich guten Präparate, dass ich eine Zeichnung nach ihnen anfertigen möchte. Doch sind sie genügend, mit voller Deutlichkeit erkennen zu lassen, dass das Irispigment in der oft geschilderten Weise in Folge von Lichtwirkung nach rückwärts rückt und dass das Retinapigment im gleichen Falle die vorderen Enden der Sehstäbe einhüllt, während es im Dunkelauge aus der Netzhaut ganz verschwunden und in reichlichen Massen hinter der Membrana fenestrata angehäuft ist. Ein Theil desselben bleibt übrigens auch im Lichtauge hier zurück. Ein typisches schönes Tapetum umhüllt die hinteren Hälften der Sehstäbe sowohl im Dunkel- als im Lichtauge.

Peneus membranaceus (Taf. V, Fig. 47, und Taf. VII, Fig. 75). Die schönen Augen dieses Thieres zeichnen sich dadurch aus, dass sie kein oder nahezu kein Pigment enthalten, hingegen schönes Tapetum. Ich fand nämlich bei einem Dunkelauge und einem Auge aus diffusem Tageslicht keine Spur von Irispigment, wohl aber sehr schönes Iristapetum. Die Augen waren in Alkohol gehärtet. Dann fand ich bei einem Lichtauge, das in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet war, doch Spuren eines braunen

Pigmentes, welches sich vom Iristapetum aus auf eine kurze Strecke, etwa bis in die halbe Höhe des Kegels erstreckte und im Uebrigen den gewöhnlichen Platz des Irispigmentes einnahm. Nur mit einiger Mühe war es möglich, sich von der Pigmentnatur des unscheinbaren Belages zu überzeugen. Ich konnte demnach nicht entscheiden, ob dieses Individuum Irispigment hatte, die beiden anderen Individuen keines oder, was mir nicht unwahrscheinlich schien, dass alle in das Iristapetum eingesprengt und von diesem verdeckt etwas Pigment besitzen, sich dasselbe aber nur bei Sonnenbeleuchtung so weit vom Tapetum trennt, dass es mit Sicherheit erkannt werden kann; oder endlich könnte man denken, dass diese Differenz der Augen auf der Härtungsflüssigkeit beruhe. Es wäre aber viel wahrscheinlicher, dass die Müller'sche Flüssigkeit das Pigment aufgelöst hätte, als dass es der Alkohol thue.

Ueber diese Fragen klärte mich der Anblick einiger Exemplare desselben Thieres auf, welche Herr Custos Kölbel mir aus der Sammlung des kaiserl. naturhistorischen Hofmuseums zu zeigen die Freundlichkeit hatte. Diese Thiere, an der spanischen Küste gefangen, zeigten, obwohl seit vielen Jahren in Alkohol, deutlich und schon mit freiem Auge erkennbar, pigmentirte Augen. Es scheint also kein Zweifel, dass hier individuelle Schwankungen vorkommen, die vielleicht mit der grösseren oder geringeren Tiefe, in welcher die Thiere leben, zusammenhängen.

Die kurzen quergestreiften Sehstäbe tauchen nach hinten in das Retinatapetum. Wie bei vielen Krebsen, liegt auch bei Peneus im Ganglion opticum und vollkommen von der ersten getrennt eine zweite Tapetumschichte, die aber nicht reichhaltig mit Tapetummasse versorgt ist. Auffallenderweise finde ich diese zweite Schichte nicht bei dem in Müller'scher Flüssigkeit conservirten Lichtauge.

Schöne, hinten abgerundete Krystallkegel, deren Fortsätze in je zwei Stränge ausgehen, die mit coagulirter Flüssigkeit erfüllt sind. Corneafacetten quadratisch.

2. Halbschwänze.

Der Einsiedlerkrebs (Pagurus) (Taf. VII, Fig. 71 und 72) hat sechseckige Corneafacetten. Auch bei diesem Thiere lässt sich die Verschiebung des Irispigmentes auf Lichtwirkung an den mikroskopischen Präparaten nachweisen, wie durch das Verhalten des Augenleuchtens erwartet werden musste.

3. Kurzschwänze.

Dromia vulgaris (Taf. V, Fig. 55, 56). Hinter der dicken quadratischen Corneafacette liegt ein Krystallkegel, in dessen Innerem man, wie das nicht selten ist, noch einen anders brechenden linsenartigen Körper liegen sieht. Ob dieser auch schon im Leben dasselbe optische Verhalten zeigte, muss ich dahingestellt sein lassen. Die Sehstäbe reichen mit ihren Verlängerungen bis an den Krystallkegel. Typische Verschiebung von Iris- und Retinapigment.

Portunus (Taf. IV, Fig. 37, 38). Die Krystallkegel zeigen starke Coagulationen, so dass ich ihre Form zwar gezeichnet habe, wie die Mehrzahl sie zeigen, aber für deren Correctheit nicht einstehen hann. Die Corneafacetten sind sechseckig. Merkwürdig ist hier das Spiel des Irispigmentes, das am Dunkelauge die hintere Wölbung des Kegels durch eine weite Oeffnung frei lässt und im Lichtauge sich am Sehstab dicht anliegend wie ein Ueberguss nach hinten zieht. Das gewöhnliche ist, dass das Pigment eine Röhre von der Weite des Kegels bildet, in welcher, sie aber beiweitem nicht ausfüllend, der Sehstab oder die Hülle des Kegels liegt.

Sehr schön ist auch das Spiel des Retinapigmentes, das sich von der hinteren Hälfte der Spindeln und dem Ganglion opticum auf die vordere Hälfte zieht, an dem ursprünglichen Standort nur spärliche Reste zurücklassend. Man sieht hier direct die Stränge, welche das Pigment führen, die Sehstäbe umgeben und die Membrana fenestrata durchbohrend sich in das Ganglion einsenken. Querschnitte (*a*, *b*) zeigen, dass diese Stränge Sterne bilden, d. h. bandförmig sind und mit ihrer Breitseite radiär stehen.

Galathea (Taf. V, Fig. 45, 46, und Taf. VI, Fig. 65). Die Kegelscheiden bilden zwischen Cornea und eigentlichem Kegel lange mit coagulirter Flüssigkeit gefüllte Röhren; Lichtverschiebung am Iris- und Retinapigment. Im Dunkelauge sind die Spindeln der Sehstäbe wahrscheinlich in Folge der Härtung in die Länge gezogen, so dass das Tapetum nicht auf der Membrana fenestrata aufsitzt. Corneafacetten quadratisch.

Maja (Taf. IV, Fig. 41, 42) hat Sehstäbe, die bis in die nächste Nähe der Krystallkegel reichen, kein Tapetum und eine nicht bedeutende Lichtverschiebung sowohl im Iris- als im Retinapigment. An dem ersteren erkennt man dieselbe fast nur daran, dass die runden Kerne, welche dem vorderen Theile der Sehstäbe ansitzen, am Lichtauge von Pigment eingehüllt sind, an letzterem ist eine Wanderung aus dem Ganglion nach vorne wenn auch nicht sicher, so doch recht wahrscheinlich.

Die Corneafacetten sind sechseckig und die Cornea zeigt eine deutliche Schichtung in Lamellen. Ueber die Krystallkegel kann ich Näheres nicht aussagen, da sie an meinen Augen nicht gut erhalten waren.

Pisa (Taf. V, Fig. 48, 49). Die lamellirte Cornea hat sechseckige Facetten, die Krystallkegel an ihrer Spitze von dicht anliegenden Kernen umgeben. Der Sehstab zerfällt in zwei Abtheilungen und trägt am vorderen Ende die übliche kernhaltige Anschwellung. Zwischen den hinteren Enden der Sehstäbe, sowie im Ganglion opticum findet sich Tapetum. Querschnitte (*d* der Fig. 48) lassen es kaum zweifelhaft erscheinen, dass dasselbe hier in Zellen eingelagert ist, die schöne runde Kerne haben. Deutliche Verschiebung des Irispigmentes, ebenso des Netzhautpigmentes, welches im Dunkelauge fast ausschliesslich hinter der Membrana fenestrata liegt und im Lichtauge an die vordere Hälfte der spindelförmigen Anschwellung gerückt ist, wo es in zierlich unterbrochenen Strängen angeordnet ist. An einem Lichtauge fand ich übrigens das Pigment auch an der hinteren

Hälfte der spindelförmigen Anschwellung, wo Querschnitte schöne Pigmentsterne mit dem centralen durchsichtigen Rhabdom zeigten. Die Strahlen der Sterne waren durch die Querschnitte der Pigmentstränge gebildet. Das Rhabdom zeigt sich im dünnen und dicken Theile des Sehstabes als aus vier Scheiben zusammengesetzt. Auffallend ist, dass das obere Ende des Sehstabes im Lichtauge vom Kegel abgezogen, aber noch mit einem Strange an ihn befestigt erscheint. Ich würde glauben, dass dies durch Härtung und Schrumpfung bedingt ist, aber beide von mir geschnittenen Lichtaugen zeigen dieses Verhalten, obwohl das eine in Müller'scher Flüssigkeit, das andere in Alkohol gehärtet worden war.

Nicht unerwähnt kann ich lassen, dass das Tapetum bei diesem Thiere, wenigstens an den Präparaten, schlecht das Licht reflectirt, so dass es im auffallenden Lichte weniger hell, im durchfallenden weniger dunkel erscheint als bei anderen Thieren.

4. Diverse Crustaceen.

Squilla mantis (Taf. III, Fig. 22). Eine Pigmentwanderung durch Lichteinwirkung konnte ich an keiner der beiden Schichten beobachten. Tapetum fand ich keines. Die Corneafacetten sind sechseckig.

Phronima, Copilia, sowie die ebengenannte Squilla haben Augen von so eigenthümlichem Bau und so besonderer Functionsweise, dass ich sie zum Gegenstand der Besprechung in einem eigenen, dem nächsten Capitel machen will, woselbst sich auch Holzschnitte finden.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

VIII. CAPITEL.

Die Augen von Squilla, Phronima und Copilia.

Es war bisher fast ausschliesslich von den Augen der Insecten und der Dekapoden die Rede. Ueber die übrigen Crustaceen, abgesehen vom Limulus, habe ich sehr wenig Erfahrungen, doch schienen mir die Augen einiger derselben nach den Beschreibungen, die ich von ihnen las, so interessant, dass ich sie ihres absonderlichen Baues wegen doch in den Kreis meiner Beobachtungen zog und Einiges darüber mittheilen zu können glaube.

a) Squilla mantis steht, was den Bau der einzelnen Facettenglieder betrifft, den halb- und kurzschwänzigen Krebsen sehr nahe. Es gelang mir, am frischen Auge ziemlich gute Bilder über den Strahlenverlauf zu erhalten. Derselbe ähnelt durchaus dem von Limulus, d. h. man sieht in der Nähe der Kegelspitzen ein nicht sehr deutliches verkehrtes Bildchen äusserer Objecte. Benützt man als solche zwei Lichtpunkte, so erkennt man, dass die Strahlen, welche von jedem derselben ausgegangen waren, sich im Bilde unter einem recht spitzen Winkel kreuzen und dass die Axen der beiden weiter verlaufenden Lichtkegel sich wenigstens nicht in einer hier in Betracht kommenden Entfernung kreuzen, sondern näherungsweise parallel verlaufen. Und zwar war das Verhalten der Lichtstrahlen dasselbe, ob die Facettenglieder dem stärkst- oder dem schwächstgekrümmten Theile des Auges angehören. Das Thier sieht also mit einem Appositionsbild.

Das Absonderliche an diesem Auge liegt aber in seiner Gestalt. Ich habe schon erwähnt, dass dieselbe einer an beiden Enden abgerundeten Walze zu vergleichen ist, die aber in ihrer Mitte eine ringförmige Einschnürung hat. Einen Schnitt, der auch den Stiel des Auges trifft, zeigt Fig. 22, Taf. III.

Herr Prof. Brauer macht mich nach Abschluss meiner Untersuchungen darauf aufmerksam, dass es auch eine Insectenart gibt, deren Augen durch eine tiefe Kerbe in zwei Theile getheilt ist, nämlich Ascalaphus.

Ein Längsschnitt durch das Auge von Squilla würde im Allgemeinen Biscuitform haben, ein Querschnitt Kreisform, wenigstens soferne der Stiel

nicht mit in den Schnitt fällt. Ich sage Biscuitform, denn thatsächlich kann kein Schnitt, wie das bei einem wahren Cylinder der Fall wäre, eine gerade Begrenzungslinie des Auges ergeben, die Wölbung am Ende der Walze geht direct in die Wölbung der Einschnürung über. Es ist das deshalb von Wichtigkeit, weil es im Principe des Facettenauges liegt, dass die Axen der Facettenglieder gegeneinander geneigt sind.

Ich habe auch schon oben auf die durch die Gestaltung nothwendig bedingte Verzerrung des aufrechten Netzhautbildes hingewiesen; es lohnt sich aber doch, diese Verzerrung etwas genauer ins Auge zu fassen und nach deren möglicher Bedeutung im Leben des Thieres zu fragen.

Fassen wir zunächst nur die eine Hälfte des Organes ins Auge, also eine Hälfte der Walze, welche vom Ende bis zur Einschnürung reicht. Denken wir uns die Walze horizontal stehend, so ist der Krümmungshalbmesser des Auges in der Horizontalen weit grösser als in der Verticalen. Das Netzhautbild eines mit einer Seite horizontal stehenden Quadrates muss also die Gestalt eines langgestreckten Rechteckes haben, dessen horizontal stehende Seite die lange ist.

Kann nun eine solche Verzerrung für das Thier von irgend einem Nutzen sein? Ich denke wohl. Wir wenden bei unseren physikalischen Versuchsanordnungen eine solche Verzerrung eines Bildes häufig als einen zu dem speciellen Zwecke sehr geeigneten Kunstgriff an. So z. B. wird jetzt oftmals die vordere Fläche von Thermometerröhren so zugeschliffen, dass durch die an ihr stattfindende Lichtbrechung der dünne Quecksilberfaden dick erscheint; wir sehen ihn dann viel besser wegen des Zuwachses in der einen Dimension. In der anderen Dimension war eine Vergrösserung durchaus kein Bedürfniss. Es ist auch dasselbe Princip, nach welchem wir zur Erzeugung eines Spectrums nicht einen hellen Punkt als Lichtquelle, sondern eine helle Linie verwenden. Das Spectrum wäre ebensolange und enthielte dieselbe Anordnung der Farben, wenn wir nur einen Punkt verwenden würden, wir würden aber viele Details nicht sehen, wenn wir nicht die Verzerrung in der Richtung bewirken würden, welche auf die Reihe der wahrzunehmenden Details senkrecht steht.

Gerade ebenso würde also das Netzhautbild einer Squilla z. B. ein System paralleler Linien noch als solches erkennen lassen, wenn die Linien vertical stehen, und würde die Auflösung desselben Liniensystemes nicht mehr bewirken, wenn es horizontal stünde. Es würde sich also die eigenthümliche Form des Auges unter der Voraussetzung erklären, dass es im Haushalte dieses Thieres von Wichtigkeit ist, Details, die in einer bestimmten Richtung angeordnet sind, genau zu unterscheiden.

Die andere Absonderlichkeit des Auges, die ringförmige Furche, die dasselbe in zwei recht ähnliche Hälften theilt, muss zur Folge haben, dass ein Object, welches näherungsweise in der Ebene dieser Furche liegt, zwei Netzhautbilder in demselben Auge entwirft. Es muss das so sein, weil das

Facettenauge, abgesehen von hier nicht in Betracht kommenden geringfügigen Abweichungen, nach jeder der vielen über seine Functionsweise aufgestellten Theorien, das Bild eines Punktes durch jenes Facettenglied entwirft, dessen Axe den Punkt trifft. Hier sind aber zum mindesten zwei Facettenglieder, auf jeder Seite der Einschnürung, deren Axen nach dem Gegenstand gerichtet sind, wenn er in der genannten Ebene liegt. Das Thier sieht also mit einem Auge zwei Bilder, es sieht binoculär. Es hat demnach auch die Vorzüge des binocularen Sehens für jedes Auge speciell. Der wichtigste Vortheil des binocularen Sehens aber ist unzweifelhaft die ermöglichte Schätzung der Entfernungen. Squilla kann also mit einem Auge Entfernungen schätzen. Wir wissen freilich nicht, wie gut andere Krebse und Insecten monocular stereoskopisch sehen, das aber ist sicher, dass das Auge der Squilla in dieser Beziehung über einen der wichtigsten Factoren verfügt, der den anderen fehlt.

Dabei ist aber noch Folgendes zu beachten. Es ist nicht gleichgiltig, von welcher Beschaffenheit der Gegenstand ist, dessen Entfernung geschätzt werden soll. Einer horizontalen Linie gegenüber wäre diese ganze Einschnürung des Squillaauges fruchtlos; geradeso wie unser binoculäres Sehen uns bei horizontalen Linien im Stiche lässt, ebenso die Vögel, die sich ja deshalb so häufig an Telegraphendrähten im Fluge erschlagen, wie das allgemein bekannt ist.

Wir haben oben der Einfachheit der Darstellung wegen vorausgesetzt, dass das walzenförmige Auge mit seiner Längsaxe horizontal stehe und sehen nun, dass dies die Richtung eines Liniensystems ist, dessen Entfernung es am schlechtesten schätzt. In der Senkrechten muss es Entfernungen am besten schätzen. Wie nun immer im Leben das Auge stehe, so geht daraus hervor, dass diejenige Richtung, welche ein Liniensystem haben muss, um das deutlichste Netzhautbild zu entwerfen, dieselbe ist, die es haben muss, damit seine Entfernung am sichersten erkannt werde. Ein Zusammentreffen, das man kaum ein zufälliges nennen darf.

Die Eigenthümlichkeiten des Auges befähigen also Squilla Structuren, in deren Anordnung eine bestimmte Richtung hervortritt, schärfer zu sehen und ihre Entfernung genauer zu beurtheilen, als dies ohne diese Eigenthümlichkeiten cet. par. der Fall wäre. Ich bin mit der Lebensweise des Thieres zu wenig vertraut, um auch nur vermuthen zu können, um welche Objecte des Sehens es sich hier handelt.

b) Die Phronimiden haben, wie seit geraumer Zeit bekannt, Augen, die sich von jenen der anderen Krebse recht bedeutend unterscheiden. Jedes Auge zerfällt auch hier in zwei Theile, doch sind dieselben so hochgradig verschieden, dass man füglich jeden als ein Auge betrachten und sagen kann, das Thier habe vier Augen. (Vgl. Holzschnitt Fig. 20.) Es sind zwei Seitenaugen, deren Sehfeld die gewöhnliche Lage und Ausdehnung hat, und zwei Scheitelaugen, deren Sehfeld ausschliesslich nach oben

liegt, wenn man sich das Thier, mit seiner Körperaxe horizontal sitzend denkt. Ja, es sind dementsprechend auch vier Retinen vorhanden (R^1, R^2). Fig. 20 zeigt die rechte Hälfte eines Kopfes von vorne gesehen, bei schwacher Vergrösserung. Diese Thiere sind nämlich fast durchsichtig, so dass man sofort das Seitenauge mit den kurzen theilweise in Verkürzung erscheinenden Krystallkegeln und der Retina R^1 erkennt, ebenso das ausgedehnte Scheitelauge, dessen Kegel in lange Fäden übergehend von der zweiten Netzhaut R^2 aufgenommen werden, deren Sehstäbe fast wie eine Fortsetzung der Kegel erscheinen und in ihrer Gemeinschaft die Form einer Düte nachahmen.

Ich verdanke auch hier wieder Herrn Prof. Brauer die Mittheilung, dass bei Insecten, und zwar der den Ephemeriden angehörigen Chloë binoculata, eine ähnliche Theilung der Augen vorkommt.

Indem ich, was den anatomischen Bau des Auges und der Retina von Phronima betrifft, auf die bekannten Untersuchungen und Abbildungen von Claus[1] verweise, mit deren Benützung auch die beistehende Figur entworfen ist, will ich hier nur das besprechen, was mir von physiologischer Bedeutung scheint.

Während Gammarus (ich untersuchte G. Röselii) Krystallkegel hat, deren hintere Enden in einer nennenswerthen Entfernung von der Retina

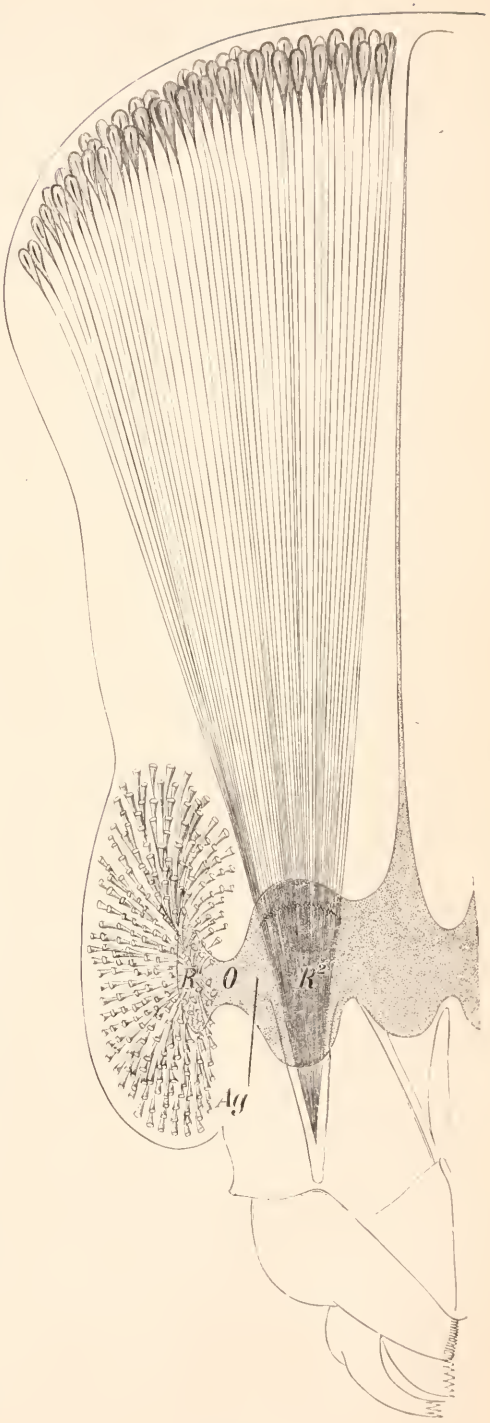


Fig. 20.

[1] Vgl. C. Claus: Der Organismus der Phronimiden. Arbeiten aus dem zoologischen Institute der Universität in Wien. Tom. II. 1879.

liegen, somit ein Superpositionsbild bei diesem Thiere nicht ausgeschlossen ist, ragen bei dem im Uebrigen ziemlich ähnlich gebauten Seitenauge von Phronima die Krystallkegel so in die Netzhaut hinein, dass ihre sehr kleine, aber ebene Endfläche hart an das vordere Ende des Rhabdomes *(S)* zu stehen kommt, so dass dieses, da es auch fast dieselbe Dicke hat, wie eine Fortsetzung des Kegels wirkt. (Vgl. Taf. IV, Fig. 43.) Die centralen Fortsätze der Netzhautelemente sieht man die Membrana fenestrata *(m.f.)* durchbohren und sich hier mit Körnern in Verbindung setzen, welche ein primitives Ganglion opticum darstellen, und von diesen Kernen sieht man wieder die Nervenfäden abgehen und den Sehnerven zusammensetzen. Pigment findet sich im Auge keines, abgesehen von einer gelblichen diffusen Färbung der Netzhaut.[1]

Ich kenne kein Facettenauge von ähnlicher Einfachheit und deshalb Verständlichkeit des Baues, in Bezug auf die Gliederung in den dioptrischen Apparat, die Netzhaut als energieumwandelnden Apparat und den eigentlich nervösen Perceptions- und Leitungsapparat.

Etwas anders steht es mit der Verständlichkeit der physikalisch-optischen Vorgänge. Ein Superpositionsbild kann nicht da sein, aus dem schon genannten Grunde, aber auch ein Appositionsbild von der Art, wie wir es bisher kennen gelernt haben, ist ausgeschlossen. Denn es erfordert, dass in der Nähe der Spitze jedes Krystallkegels ein, wenn auch schlechtes, dioptrisches Bild der äusseren Objecte entworfen werde. Das ist hier aber so gut wie ausgeschlossen, denn die Kegel sind erstens hierzu in ihrem Baue nicht regelmässig genug, sie sind, wie O. Schmidt richtig hervorhebt, durchaus nicht symmetrisch um eine Axe orientirt, zweitens aber schliesst, wenigstens beim Scheitelauge, die ungeheure Länge des Krystallkegels, sowie seine Dünne den Gedanken an ein gewöhnliches dioptrisches Bild gänzlich aus. Der Kegel des Scheitelauges hat ja im Allgemeinen die Form einer Stecknadel, deren Kopf aber nicht kugelig ist, sondern allmählich in die Nadel übergeht, und deren Nadel circa fünfzehnmal so lang ist als die Kopfanschwellung. (Vgl. Taf. IV, Fig. 44, einen isolirten Kegel, dessen Faden aber noch bedeutend vor seinem natürlichen Ende durchschnitten ist.) Sollte da ein dioptrisches Bild entstehen, so müsste der ganze lange Faden kaum um ein Tausendstel Millimeter von der Geraden abweichen, wenn das Bild nicht zerstört werden dürfte. Nun trifft das gewiss nicht zu, vielmehr sieht man Asymmetrien und Verbiegungen, die ganz gewiss schon im Leben bestanden haben. Aus diesen hat Schmidt gefolgert, dass die Krystallkegel von Phronima das Licht durch totale Reflexion leiten, wie ein Glasstab dies thut, und dass die Theorie vom musivischen Sehen hier nicht zutrifft. Die letzte Folgerung ist, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, falsch, die erstere ist im gewissen Sinne richtig.

---

[1] So zeigten es meine in Alkohol, theilweise auch vorher in Osmiumsäure, erhärteten Thiere. Frische Augen zu untersuchen, hatte ich keine Gelegenheit.

In meiner ersten Abhandlung (1875) über das zusammengesetzte Auge glaubte ich, die Theorie aufstellen zu dürfen, dass jedes Facettenglied des zusammengesetzten Auges Lichtstrahlen, welche näherungsweise in der Richtung seiner Axe auffallen, theils durch Brechung, theils durch totale Reflexion an die Spitze des Krystallkegels leitet, wo sie dann vom Netzhautelemente aufgenommen werden. Im Grossen und Ganzen war diese meine Theorie falsch. Ich kannte damals die optische Wirkung der Linsencylinder noch nicht. Für Phronima aber muss ich sie heute noch aufrecht erhalten, allerdings in einer durch die Kenntniss der Linsencylinder vervollkommneten Form. Die Leitung von Lichtstrahlen in Glasstäben geschieht auch, wenn dieselben gekrümmt sind, ja es ist dieses Princip in neuester Zeit praktisch verwerthet worden.

Stellen wir uns also zunächst die radiäre Anordnung der wirklich kegelförmigen vorderen Enden der Krystallkegel vor und setzen wir voraus, dass Lichtstrahlen, welche näherungsweise in Richtung der Axe in einen solchen Kegel eintreten, in den Faden gelangen und von diesem bis zum Netzhautelement geleitet werden, so ist nur nöthig, dass diese letzteren dieselbe gegenseitige Anordnung haben wie die dazugehörigen vorderen Kegelenden. Es muss dann ein aufrechtes Netzhautbild entstehen, ob die Kegelfäden gerade oder gebogen verlaufen. Wenn die drei Punkte a, b, c eines Gegenstandes in den Axen der drei nebeneinander stehenden vorderen Kegelenden a_1, b_1, c_1 liegen, so müssen die von ihnen ausgehenden Lichtstrahlen den Netzhautelementen a_2, b_2, c_2 zugeführt werden. Stehen diese letzteren auch nebeneinander, so erhalten sie also ein Bild von a, b, c. Nun stehen sie aber nebeneinander, wie daraus mit Bestimmtheit zu ersehen ist, dass auch beim Scheitelauge von Phronima die Kegelfäden vollkommen regelmässig, d. h. ohne sich zu verflechten oder zu kreuzen, nach der Netzhaut convergiren.

Dass nun wirklich Licht, das näherungsweise mit der Axenrichtung in den Kegel eindringt, in der geschilderten oder einer ähnlichen Weise durch denselben bis an seine Spitze geleitet wird, davon überzeugte ich mich am Seitenauge von Phronima folgendermassen. Das Auge, gefärbt und in Celloidin eingebettet, wurde in dicke Schnitte zerlegt und ein Kegel ausgesucht, dessen Axe senkrecht stand, mit dem vorderen Ende dem Spiegel des Mikroskopes zugewendet. Man sieht nun bei passender Beleuchtung ganz wie bei einem Glasstab das obere Ende hell und dunkel werden, wenn man das untere Ende belichtet oder beschattet. Das Licht selbst gab den Beweis, dass es den Kegel der Länge nach durchsetzt hatte, denn es war tief roth gefärbt, obwohl die nicht senkrecht stehenden Kegel so schwach tingirt waren, dass sie eben nur eine röthliche Farbe erkennen liessen.

Auf ähnliche Weise überzeugte ich mich nun aber auch — es geschieht das wohl jedem Forscher — dass die Dinge doch noch complicirter sind, als man sie sich vorgestellt hat. Auch diese Krystallkegel, die, wie Claus richtig beschreibt, aus zwei longitudinal aneinandergelegten

Stücken bestehen, sind nämlich wieder nach dem Principe der Linsencylinder gebaut.

Die lichtsammelnde Wirkung der Linsencylinder wird sich also zu der gleichen Wirkung der vorderen convexen Kegelfläche addiren. Es fragt sich, was für eine Bedeutung für das Sehen kann diese Sammelwirkung an den Krystallkegeln überhaupt haben? Mir scheint dieselbe auf der Hand zu liegen.

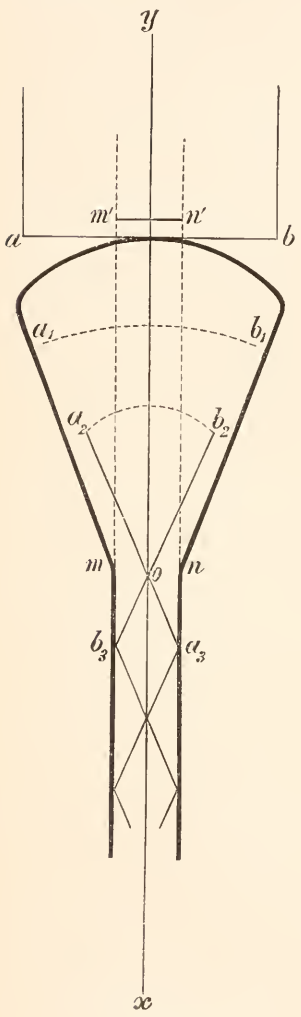


Fig. 21.

Ich habe oben (S. 59) gezeigt, dass ein Kegel im strengen Sinne des Wortes nicht geeignet ist, Licht an seine Spitze zu leiten. Hier handelt es sich aber gerade um etwas derartiges, und speciell um die Lösung der Aufgabe, das aus einer bestimmten Richtung, nämlich der Axe kommende Licht in den Kegelfaden zu bringen. Betrachten wir die Sache in Holzschn. Fig. 21 etwas schematisirt. Würde eine Brechung der Lichtstrahlen nicht stattfinden, so könnte von einem entfernten, auf der Axe $x\,y$ des Kegels gelegenen Punkte fast nur ein Lichtbündel bei $m\ n$ in den Faden eintreten, das den Querschnitt $m'\,n'$ hat. Etwas von den benachbarten Strahlen würde wohl noch durch Reflexion dahin gelangen, aber aus den oben angeführten Gründen würde das bei der Feinheit des Fadens nicht viel sein. Anders ist es, wenn die Strahlen gebrochen werden. Es kann dann das ganze von demselben Objectpunkte kommende Lichtbündel, dessen Basis $a\,b$ der Breite des Kegelendes entspricht, den Faden erreichen; denn die Wellenoberfläche von $a\ b$ wird durch die Brechung an der convexen Fläche nach unten concav $(a_1\ b_1)$, welche Concavität durch den Linsencylinderbau im Fortschreiten der Wellenoberfläche noch vermehrt wird $(a_2\ b_2)$, und bedenkt man, dass die Richtung der Strahlen immer senkrecht auf der Wellenoberfläche steht, so gelangt ein Strahlenkegel $a_2\ o, b_2\ o$ in den Faden, welcher nun durch totale Reflexion $(b_3\ a_3)$ bis an das Netzhautelement geleitet wird und alles Licht enthält, das aus jener Richtung in die Convexität des Kegels eingedrungen ist.

Die kegelartige Erweiterung am vorderen Ende, ihre convexe Fläche und ihr Linsencylinderbau erzielt also eine sehr nennenswerthe Helligkeitssteigerung des Netzhautbildes.

Strahlen, welche schief in den Kegel eindringen, werden, je nach dem Grade ihrer Neigung gegen die Axe, entweder eliminirt (s. oben) oder

sie werden auch in den Kegelfaden gelangen. Es ist dies natürlich der kleinere Theil, der eine geringe Neigung gegen die Axe hat. Er muss aber bewirken, dass in einen Kegelfaden nicht nur das Licht des Axenpunktes, sondern auch das seiner nächsten Umgebung gelangt.

Also auch Phronima sieht mit einem aufrechten Netzhautbild, das dem Appositionsbilde verwandt ist, sich von ihm aber dadurch unterscheidet, dass ausser der Brechung in jedem Facettenglied auch noch eine Leitung des Lichtes durch totale Reflexion vorhanden ist. Das Thier sieht wie die Libelle nach oben mit einem mehr abgeflachten Auge, was wohl eine ähnliche Bedeutung haben dürfte, wie bei jener. Im Ganzen ist das Auge jedenfalls ein weit unvollkommeneres als das anderer Krebse.

Die bisher besprochenen Augenformen hatten manche Absonderlichkeiten, führten aber doch immer wieder auf den Typus des Facettenauges mit aufrechtem Netzhautbild zurück.

c) Bei Copilia aber und ihren nächsten Verwandten, besonders Sapphirina, hat man neuerer Zeit eine Augenform kennen gelernt, die in der That im höchsten Grade absonderlich ist und in den Rahmen keines bekannten Augentypus zu passen scheint.

Copilia, die ich lebendig und todt zu untersuchen Gelegenheit hatte und von der ich deshalb hier allein zu sprechen habe, ist ein wenige Millimeter grosser, von oben nach unten abgeplatteter Copepode, in der Flächenansicht näherungsweise von der Gestalt eines gleichschenkeligen Dreieckes. Die Basis desselben bildet die vordere Kante des Thieres, und an deren beiden Enden findet sich eine auffallend schöne Linse, deren eine convexe Fläche nach vorne sieht und an Wasser grenzt, und deren hintere Fläche dem Innern des fast ganz durchsichtigen Körpers zugewendet ist. (Vgl. Holzschnitt Fig. 22.)

Grenacher hat bemerkt und ich kann es bestätigen, dass die Linse aus zwei Substanzen besteht, einer cuticularen, welche selbst wieder die Form einer concav-convexen Linse hat, und einer dahinterliegenden biconvexen stärkeren Linse. Die Linsen bilden die vordersten Theile des ganzen Thieres, und hinter denselben ist nicht, wie man erwartet hätte, eine Retina, sondern durchsichtige Körpermasse. Erst weit hinten, etwa in der halben Länge des Körpers, gewahrt man ein Gebilde, das man zunächst gar nicht als mit der Linse in Beziehung stehend erkennt. Es ist ein krystallkegelartiger Körper, vorne abgerundet, von starkem Lichtbrechungsvermögen, der auf einem knieförmig umgebogenen gelben Stab aufsitzt, dem einzigen pigmentirten Körpertheil des Thieres. Er endet auf der anderen Seite stumpf. Bei genauerer Betrachtung sieht man, dass dieser Krystallkegel, wenn wir ihn so nennen wollen, durch Aufhängebänder, die bis in die Nähe der Linse reichen, vorne befestigt ist, und dass weiterhin in den gelben Stab seitlich ein Nerv, der Sehnerv *(n. o.)*, hineinführt, sich auch

ein quergestreifter Muskel an ihn ansetzt. Grenacher, auf dessen Beschreibung ich in anatomischer Beziehung verweise (auch Gegenbauer, Leuckart, Claus und Haeckel haben dieses Auge studirt), und unter Benützung von dessen schöner Abbildung auch die Fig. 22 angefertigt worden ist, beobachtete weiter, dass im Innern des gelben (hier grau gezeichneten) Stabes die Analoga der Retinulazellen, sowie der Rhabdome zu sehen sind, und zwar wahrscheinlich drei an der Zahl.

Fig. 22.

Es ist leicht begreiflich, dass ein solches Auge zu Versuchen anregen musste, seiner Functionsweise auf die Spur zu kommen. Es wurde mit einem Fernrohre verglichen, dessen Objectiv die grosse Linse, dessen Ocular der stark brechende Körper ist, den wir der Einfachkeit wegen Krystallkegel nannten. Das möchte wohl gehen, aber wo ist die Netzhaut, die das Fernrohrbild aufnehmen soll? Das Bild jener Linse muss ja eine ganz bedeutende Grösse haben; nur der kleinste Theil des Bildes kann überhaupt vom Kegel aufgenommen werden, und selbst für diesen wäre doch die hinlängliche Anzahl von Nervenenden nicht vorhanden. Grenacher[1] sagt mit Bezug auf die Leistung dieses Auges: „... hier liegen eine Reihe von Gründen vor, dieselbe für die gleiche zu halten, wie die des Einzelauges des facettirten. Freilich wird bei consequenter Durchführung der Begriffe, die in dieser Hinsicht, namentlich bezüglich der Leistung der Stäbchen und der Bedeutung ihrer Zahl für die Sehschärfe, in der Wissenschaft zur Zeit existiren, diese Leistung zu einer minimalen heruntergedrückt, und die grosse Unvollkommenheit des percipirenden Apparates, dessen anatomischer Bau die Annahme einer Bildperception ausschliesst, contrastirt seltsam mit dem sozusagen kolossalen Aufwand von Mitteln zur Erzeugung eines Bildes, wie sich dieser namentlich im Bau der Linse ausspricht."

Auch ich bin der Meinung, dass eine solche Deutung der Functionsweise nicht eine befriedigende genannt werden kann. Was könnte auch nach unseren heutigen Kenntnissen ein einziges Facettenglied für einen

[1] l. c. S. 73.

Nutzen bieten, abgesehen von der sehr fraglichen Analogie des Baues? Nur der pigmentirte Sehstab mit seinen Retinulazellen und dem Rhabdom hat die von Grenacher hervorgehobene Aehnlichkeit mit der Retinula eines Facettengliedes, im Uebrigen ist eine Aehnlichkeit kaum aufzufinden. Ich glaube nun, eine ebenso einfache als befriedigende Lösung dieses Augenräthsels geben zu können.

Nach den Abbildungen und Beschreibungen dieses Auges hatte ich mir schon gedacht, es sei eine mögliche Functionsart im Folgenden gelegen: die Linse entwirft jedenfalls ein verkehrtes Bild äusserer Objecte. Dieses Bild könnte von einer Netzhaut aufgefangen werden, deren Retinaelemente gleichzeitig von den verschiedenen Theilen des Bildes erregt werden. Eine solche Netzhaut aber fehlt; es ist nur ein Netzhautelement, verbunden mit dem Kegel, da: dieses aber könnte successive nach der Willkür des Thieres von den verschiedenen Theilen des Bildes erregt werden, wenn es am Bilde entlang geführt wird. Die eine Retinula würde dann z. B. angesichts einer horizontalen Reihe von Punkten abwechselnd hell und dunkel sehen und dadurch im Stande sein, die Anordnung derselben zu erkennen; es würde bei einer bestimmten Stellung hell sehen, und durch diese Stellung würde die Lage des hellen Zwischenraumes geradesogut charakterisirt sein, wie sie es im Wirbelthier- oder Facettenauge durch die Lage des erregten Netzhautelementes ist, ja das Thier würde mit dem einen Netzhautelement eigentlich genau dasselbe thun, was wir Menschen mit unserer Stelle des deutlichsten Sehens machen; auch wir führen ja die Fovea centralis unserer Netzhaut am optischen Bilde entlang und betrachten uns so des Genaueren die einzelnen, uns interessirenden Stellen: wir machen Blickbewegungen. Oft ist der Vergleich gemacht worden: wir tasten mit unserem Blicke das Sehfeld ab, indem wir die Fovea centralis am Netzhautbilde hin und wider führen; ebenso tastet Copilia mit dem einzigen Netzhautelement das Bild ab, welches die Linse entwirft. Wir haben freilich dabei noch ein indirectes Sehen, dieses fehlt der Copilia.

Sollte diese meine Vorstellung von der Functionsweise des Auges richtig sein, so müssten zwei Bedingungen erfüllt sein. Erstens das Retinaelement, also der gelbe geknickte Stab mit dem darangesetzten kegelartigen Gebilde, muss gegen die Linse verschiebbar sein, oder die Linse gegen das Retinaelement, aber derart, dass sich die Entfernung der beiden voneinander nicht merklich ändere. Denn das Bild der Linse liegt ja immer in fast gleicher Entfernung von ihr. Zweitens müsste das Netzhautelement, wenigstens näherungsweise (wegen des Vorhandenseins des Kegels) in der Entfernung von der Linse liegen, in welcher auch deren Bild liegt; das Netzhautelement muss in der Ebene des Bildes liegen und bei den vorausgesetzten Bewegungen in dieser Ebene bleiben.

In der Neapeler zoologischen Station hatte ich Gelegenheit, Copilia lebend zu untersuchen, und der erste Blick durchs Mikroskop überzeugte

mich von der Erfüllung der ersten Bedingung. Die geknickten Sehstäbe zeigten die lebhaftesten Bewegungen, welche, wenn man das Thier im hohlgeschliffenen Objectträger mit dem Deckgläschen eindeckte und es wahrscheinlich deshalb anfing, bei der geringen Menge Wassers Sauerstoffmangel zu empfinden, geradezu krampfhaft wurden. Die Bewegungen waren aber immer merklich dieselben und symmetrisch. Beide Sehstäbe wurden gegen die Medianebene gezogen oder von ihr entfernt und blieben dabei immer, soweit man das ohne Messung beurtheilen kann, in derselben Entfernung von den Linsen. Die Bewegung machte den Eindruck jener Turnübung, bei welcher die in der Faust gehaltenen Hanteln oftmals nacheinander an den Körper gezogen und wieder von ihm entfernt werden. Nur blieben hier die Sehstäbe immer in der gleichen Weise geknickt, änderten überhaupt nur ihre Lage innerhalb der genannten Ebene.

Die Excursionen eines Sehstabes betrugen schätzungsweise ein Viertheil der ganzen Breite des Thieres. Ob derselbe ausser diesen seitlichen Bewegungen auch solche von oben nach unten und umgekehrt macht, liess sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Bei der geringen Tiefe des, wie erwähnt, flachgedrückten Körpers könnten diese Elongationen nur von sehr geringer Ausdehnung sein.

Besorgt wird die Bewegung wohl zweifellos durch den von Grenacher beschriebenen und abgebildeten quergestreiften Muskel; auch die Flinkheit spricht dafür, dass ein quergestreifter Muskel im Spiele ist. Ob dieser allein wirkt oder ob gewisse Stränge, die sich noch an den Sehstab ansetzen, doch auch Muskeln sind, wie behauptet worden ist, weiss ich nicht. Im ersteren Falle würden diese Stränge als elastische Bänder wirken, die das Zurückschnellen des Sehstabes gegen die Medianebene bewirken, wenn der Zug des von aussen kommenden Muskels nachlässt. Die Anordnung der Stränge, deren einer sich am fingerförmigen Ende des Sehstabes, der andere in der Nähe des Kegels, den Sehstab umschlingend, ansetzen, würde hiefür sprechen.

Es ist mir nicht bekannt, dass diese Bewegungen schon beschrieben worden sind, allein ich gestehe, die einschlägige Literatur nicht genau genug zu kennen. Doch theilte mir Herr Prof. P. Mayer von der zoologischen Station in Neapel, dem ich von diesen Bewegungen erzählt hatte, mit, dass sich in seinen Notizen diese seines Wissens nie, auch nicht von ihm veröffentlichte, Beobachtung verzeichnet finde.

Was die zweite Bedingung betrifft, nach welcher das Netzhautelement näherungsweise in der Ebene des Bildes liegen müsse, so ist dieselbe durch Messung zu prüfen. Ich fand mit dem Mikrometer an einem lebenden Thiere die Entfernung der hinteren Linsenfläche von der Convexität des Kegels = 0·87 Millimeter.

Die Entfernung des Bildes, von der Linse zu messen, ist weniger einfach. Ich schnitt parallel mit der vorderen Begrenzung des Körpers einen schmalen Streifen des Thieres ab; es gelang mir nach einiger Mühe,

denselben im Wasser so auf die Kante zu stellen, dass die hintere Fläche der Linse dem Objective des Mikroskopes zugekehrt war. Nun sieht man ein überraschend schönes und natürlich auch ziemlich grosses Bild, das die Linse entwirft. Seine Entfernung vom hinteren Linsenpol wurde mit der Mikrometerschraube gemessen. Ich fand sie 0·93 Millimeter. Die Differenz der beiden Messungen beträgt also 0·06 Millimeter, kommt somit bei der Entfernung von fast 1 Millimeter nicht mehr in Betracht. Sie vermindert sich aber noch, freilich um eine sehr geringe Grösse, wenn man bedenkt, dass die Untersuchung in einem hohlgeschliffenen Objectträger geschah.

Es ist also kein Zweifel, dass der Kegel fast genau in der Ebene des Bildes liegt. Nun drängt sich aber noch die Frage auf, welche Bedeutung diesem stark lichtbrechenden vorne convexen Kegel zukommen mag. Ich glaube, auch diese Frage ist unschwer zu beantworten. Oben bei Besprechung des Phronimaauges habe ich auf den Werth von kegelartigen Gebilden hingewiesen, für die Sammlung aller jener Strahlen, welche näherungsweise die Richtung der Axe haben, und für die Abblendung der schief einfallenden Strahlen ist die grosse Bedeutung der Kegel im Abschnitte *C* des Capitels II, S. 59, auseinandergesetzt worden. Bei der grossen Entfernung der Linse vom Bilde, beziehungsweise bei der Kleinheit derselben, werden die sich in einem Bildpunkte schneidenden Strahlen sehr spitze Winkel miteinander bilden. Werden sie von der Convexität des Kegels aufgefangen, so werden sie wohl an seiner Spitzenfläche sämmtlich wieder austreten und somit in die Retinula gelangen, gleichgiltig ob dieses Auffangen etwas vor oder etwas hinter dem Vereinigungspunkte geschieht. Sie verhalten sich bei den obwaltenden Dimensionen fast wie parallele Strahlen. Damit ist aber schon gesagt,[1] dass durch Brechung keine anderen Strahlen an die Retinula gelangen können, als eben jene aus der Gegend der Linse kommenden, um die es sich beim Sehen handelt. Etwa durch totale Reflexion könnten noch seitlich einfallende Strahlen störend wirken. Doch diejenigen, welche mit einer geringen Neigung auf den Kegel fallen (also aus der Nähe der Linse kommen), müssen nach ihrer Brechung den hinteren Theil der Mantelfläche des Kegels treffen, wo sie vielleicht von der eigenthümlichen Pigmentlage absorbirt werden, falls dieselbe die dazu nöthigen optischen Eigenschaften hat,[2] vielleicht aber auch thatsächlich reflectirt werden und die Reinheit des Bildes trüben. Strahlen von stärkerer Neigung aber werden so gebrochen, dass sie aus dem Kegel wieder austreten, ohne an die Retinula zu gelangen.

Bedenkt man, dass das Thier, abgesehen vom Sehstab, vollkommen durchsichtig ist, dass also auf das vordere Ende der Retinula, selbst wenn sie, wie thatsächlich der Fall, am Boden einer kurzen Pigmentröhre sitzt,

[1] Wegen des optischen Gesetzes von der Umkehrbarkeit des Strahlenganges, siehe S. 6.

[2] Sie müsste sich zur Kegelsubstanz verhalten, wie z. B. der schwarze Lack zum Glase, mit dessen Hilfe man schwarze Spiegeln zu machen pflegt.

Licht aus einem immerhin noch sehr grossen Theile des Sehfeldes gelangen würde, so leuchtet der Nutzen des vorgesetzten Kegels sofort ein. Er bewirkt, dass der aus der Linse kommende Strahlenkegel in sehr vollkommenem Masse der Retinula zugeführt und alles oder fast alles Licht, das aus anderer Richtung kommt, von derselben abgeblendet wird. Aus der Linse kommt aber an die eine Stelle des Bildes eben nur Licht von der entsprechenden Stelle des Gegenstandes.

Copilia sieht also, indem sie mit einem lichtempfindlichen Netzhautelemente das Bild, das die Linse entwirft, abtastet. Der psychische Process, der dem Erkennen der Objecte zu Grunde liegt, ist wesentlich jener, der uns zum Erkennen von Formen führt, wenn wir mit einem Finger tastend, den Kanten und Flächen des Objectes entlang fahren und uns so aus dem Nacheinander der Empfindungen die Gestalt construiren. Dieses Sehen hat eine gewisse Analogie mit unserem Sehen bei bewegtem Blicke. Wegen der Körperform des Thieres ist sein Sehfeld, d. i. die Fläche des Bildes, die es abtasten kann, ein langgestrecktes. Die Ausdehnung desselben ist eine derartige, dass, wie aus den obigen Angaben hervorgeht, das Thier mit einem Auge eine Strecke von 1 Meter Länge noch ganz zu übersehen vermag (natürlich successive), wenn sie sich in einer Entfernung von näherungsweise 2 Meter befindet.[1]

Das Netzhautbild, das abgetastet wird, ist ein verkehrtes, und der Umstand, dass das Thier symmetrische Bewegungen mit seinen Sehstäben ausführt, zeigt, dass es, so wie die Krebse meistens oder immer, mit jedem Auge besonders sieht, also keinen binocularen Sehact besitzt.

[1] Diese Angabe ist natürlich ganz approximativ; ich kann mich um die Hälfte geirrt haben; doch gibt sie einen Begriff von der Grössenordnung, um die es sich hier handelt.

IX. CAPITEL.

Accessorische optische Erscheinungen am zusammengesetzten Auge.

Soweit ich die optischen Vorgänge in den facettirten Augen bisher besprochen habe, bezogen sie sich auf die Function des Auges als Sehorgan, insbesondere also auf die Entwerfung des Netzhautbildes. Es liegt aber auf der Hand, dass ein so complicirter optischer Apparat, wie dieses Auge einer ist, auch zu Brechungen, Reflexionen, Absorptionen etc. Veranlassung geben muss, die zwar mit der Function des Sehens direct nichts zu thun haben, wegen des gesetzmässigen Baues des Organes aber regelmässige optische Erscheinungen hervorrufen können, sowie etwa die auf Reflexion beruhenden Purkinje'schen Bildchen des menschlichen Auges oder das Leuchten des Katzenauges auch direct mit dem Sehen nichts zu thun haben. Bei der oft genannten Mannigfaltigkeit im Bau des Facettenauges sind auch diese Erscheinungen fast bei jeder Species andere; doch treten gewisse Typen immer wieder hervor. Von diesen soll hier die Rede sein und die zum Theil nicht einfache Erklärung derselben gegeben werden. Einzelne Beobachtungen liegen schon vor, aber allgemeine Erklärungsversuche dieser Erscheinungen sind meines Wissens überhaupt noch nicht gemacht worden.

Ich gehe hauptsächlich ein auf das Leuchten der Facettenaugen und auf die Pseudopupillen derselben.

1. Das Augenleuchten.

Leydig[1] erzählt, er habe vermuthet, dass das von ihm entdeckte Trachealtapetum im Auge von Schmetterlingen, beim Windenschwärmer (Sphinx convolvuli) besonders stark entwickelt sei, da von diesem „Lepidepterologen (Kleemann) melden, dass die Augen desselben im Dunkeln wie glühende Kohlen leuchten". Es sei ihm aber erst später gelungen dieses Thieres lebend habhaft zu werden, und da sah er Folgendes:

„Als ich das erste lebende Thier in der Abenddämmerung erhaschte und sofort im Freien auf die Beschaffenheit der Augen prüfte, war ich

[1] Das Auge der Gliederthiere. Tübingen 1864. Histologie. S. 255.

nicht wenig betroffen, auch keine Spur von einem Leuchten zu gewahren. Die Augen hatten dasselbe dunkle Aussehen, wie etwa bei einem Käfer. Zu Hause angekommen, wende ich meine Aufmerksamkeit wieder auf den Falter im erhellten, sowie im ganz dunklen Zimmer, doch die Augen leuchten eben nicht. Des Experimentirens müde, sperre ich das Thier in eine ausgeräumte Commodenschublade. In aller Frühe des anderen Morgens sehe ich nach dem Windig; ich ziehe behutsam die Schublade etwas hervor, der Falter sitzt ruhig am Rande, ich blicke nach seinen Augen — und sie leuchten jetzt prächtig „wie glühende Kohlen". Ich glaubte nun, die Bedingung zu kennen, unter denen das Leuchten auftritt. Der Käfig des Falters stand vom Lichte abgewendet, die Fensterläden waren geschlossen bis auf einen, die Augen leuchteten, als nur durch den Spalt der geöffneten Schublade auf das im Dunkeln sitzende Thier etwas Licht fiel. Unter ähnlichen Verhältnissen sieht man bekanntlich auch am ehesten z. B. an Hunden und Katzen das Leuchten ihrer Augen. Aber seltsam, als ich einige Stunden später das noch immer wie im Schlafe ruhig dasitzende Thier besehe, ist trotzdem, dass ich genau dieselben Umstände wieder herbeiführe, nicht die leiseste Spur von einem Leuchten wahrzunehmen. Die Augen haben wieder das dunkle, sammtschwarze Aussehen wie Abends vorher. Dieselbe Unbeständigkeit beobachtete ich an anderen frisch eingefangenen Thieren." Leydig schliesst aus derartigen Beobachtungen mit Recht, dass ausser den entsprechenden Beleuchtungsverhältnissen noch eine andere Bedingung erfüllt sein muss, soll ein Leuchten statthaben, dass nämlich ein gewisser innerer Zustand im Auge statthaben müsse. Er denkt hier an zwei Möglichkeiten, entweder eine stärkere Füllung der Tracheen, die das Tapetum bilden, oder „die Contractionszustände der Pupillenschichte wechseln". Unter den Pupillen versteht hier Leydig die engen Oeffnungen im Pigmente, durch welche die Spitzen der Krystallkegel oder die oberen Enden der Sehstäbe hindurchragen und denen er nach gewissen Beobachtungen Verengerungsfähigkeit zuschreibt. Wir wissen nach dem Vorstehenden, dass diese Auffassung, wenigstens für die Nachtschmetterlinge, nicht annehmbar ist, doch werden wir uns überzeugen, dass Leydig's zweite Alternative im Principe zutrifft.

Während sich Leydig über die Verbreitung des Augenleuchtens bei den Schmetterlingen nicht näher ausspricht, sich nur wundert, dass er bei gewissen Arten, die auch Tracheen im Auge haben, kein Leuchten finden konnte, spricht Max Schultze den Satz aus, dass die Augen der Nachtschmetterlinge im Dunkeln leuchten, die der Tagschmetterlinge nicht. Dieser Satz, soferne man ihn aussprechen will, ohne von den Tausenden von Schmetterlingen, die es gibt, mehr als einen sehr kleinen Bruchtheil untersucht zu haben, ist, wie wir sehen werden, wenigstens unter gewissen Bedingungen richtig, unbegreiflich aber ist, dass Max Schultze der leicht zu bestätigenden Beobachtung Leydig's widerspricht, dass die Augen eben nur zeitweilig leuchten. Er stellt die Behauptung auf, dass sie jeder-

zeit leuchten, wenn man die Thiere in den dunklen Raum bringt, und schreibt den vermeintlichen Irrthum Leydig's der Unzweckmässigkeit der Beleuchtung zu. Die Ursache des Leuchtens sieht er nicht in der Schichte der Tracheen, sondern in der von ihm beschriebenen Blättchenstructur der Sehstäbe.

Endlich hat Kühne[1] nach Beobachtungen hauptsächlich an einem Todtenkopf (Acherontia atropos) ausser Zweifel gestellt, dass stärkere Beleuchtungen das Augenleuchten zum Schwinden bringen und dass sich der Zustand des Auges, in welchem es leuchtet, wiederherstellt, wenn das Thier längere Zeit im Dunkeln gehalten wurde. Er sah nämlich während der Beleuchtung des Auges mit dem Augenspiegel das Leuchten vergehen. Aus der Langsamkeit, mit der die entsprechende Veränderung im Auge vor sich geht, vermuthet er, dass dieselbe auf Vorgängen an Pigmentzellen beruhe, da sie für eine Muskelaction zu langsam, für eine Aenderung an den Tracheen zu rasch erfolge.

Eigene Beobachtungen. *A.* Insecten. Mit Hilfe des Augenspiegels untersucht, zeigen nicht alle, wohl aber die meisten Facettenaugen die Fähigkeit zu leuchten, d. h. das eingedrungene Licht nach bestimmten Gesetzen zurückzuwerfen und aus dem Auge wieder austreten zu lassen, in voller Analogie zu dem sogenannten Augenleuchten der Wirbelthiere. Wie bei diesen die Pupille leuchtet, so beschränkt sich auch bei den Facettenaugen das Leuchten auf ein kreisförmiges Stück derselben, welches ganz oder nahezu identisch ist mit dem Sitze jener optischen Erscheinung, die wir unten als Pseudopupille kennen lernen werden. Es sei mir deshalb jetzt schon gestattet, von der leuchtenden Pseudopupille zu sprechen, obwohl ich die Rechtfertigung des Namens Pupille erst später bringen werde. Ein wesentlicher Unterschied aber zwischen dem Leuchten der beiden Augenarten zeigt sich sofort, wenn man das Facettenauge dreht, während die Richtung der Beleuchtung und die Stellung des Beobachters dieselbe bleibt. Es behält nämlich dann auch die leuchtende Stelle des Auges dem Beobachter gegenüber immer dieselbe Lage, d. h. während der Drehung des zusammengesetzten Auges wechselt die leuchtend erscheinende Gruppe von Facetten. Ist die Beleuchtung des Auges eine möglichst vollkommene, so erscheint dem Beobachter leuchtend die Facette, deren optische Axe in der Richtung seiner eigenen Augenaxe liegt, und deren kreisförmig begrenzte Umgebung. Wie gross dieser leuchtende Kreis ist, hängt vom feineren Bau des Auges, sowie von der Stellung der beiden Pigmentlagen ab; er kann, wie das bei Nachtschmetterlingen und Dunkelstellung des Pigmentes geschieht, mehrere Millimeter im Durchmesser haben, und das sind die Fälle, welche von Leydig, Kühne und Anderen beschrieben worden sind; er kann aber auch, und so verhält es sich normalerweise bei Tagschmetterlingen, so klein sein, dass er nur unter besonders günstigen Ver-

[1] Eine Beobachtung über das Leuchten der Insectenaugen. Untersuchungen des phys. Institutes der Universität Heidelberg. Bd. I. Heft 3. Heidelberg, bei Winter.

hältnissen überhaupt und da fast nur unter Lupenvergrösserung wahrgenommen wird, und wenn es mir bei manchen Insecten und bei den meisten Krebsen in Lichtstellung überhaupt unmöglich war, den leuchtenden Kreis zu sehen, so beruht das offenbar wenigstens zum Theile darauf, dass seine Grösse eben jenseits der Grenze der Wahrnehmbarkeit fällt. Ich vermuthe das darum, weil ich ihn bei manchen Insecten erst vergebens gesucht, später aber doch als kleines leuchtendes Pünktchen gefunden habe. Die Farbe des leuchtenden Kreises ist gewöhnlich roth, kann aber auch bei gewissen Arten eine weissliche bis grünliche sein, und während der Dauer der Belichtung des Auges ihren Ton ändern.

Ich gebe keine Abbildung von dem wenigstens theilweise bekannten Leuchten der Insectenaugen, doch können die Krebsen angehörigen Figuren 68 und 70 der Taf. VII als Beispiele engeren und ausgebreiteteren Augenleuchtens dienen, welches dem der Tag- und Nachtschmetterlinge recht ähnlich ist.

Gerade wie beim Wirbelthierauge die optischen Vorgänge zwar wesentlich dieselben sind, ob das Auge ein Tapetum enthält oder nicht, man aber doch der auffallenderen Lichterscheinung wegen hauptsächlich von den mit Tapetum versehenen Augen als von leuchtenden Augen spricht, so kann man es auch bei Facettenaugen halten. So wie das menschliche Auge unter günstigen Umständen eine leuchtende Pupille zeigt, hat auch das Fliegenauge unter analogen Bedingungen eine leuchtende Pseudopupille; dieses Leuchten ist aber in beiden Fällen ein unscheinbares gegenüber den mit Tapetum versehenen Augen einerseits der Raubthiere, gewisser Wiederkäuer u. s. w., andererseits der Nachtschmetterlinge und der Nachtkrebse, letzterer für den Fall, dass sie im Dunkeln gehalten worden waren.

Ich beginne mit der Besprechung des Augenleuchtens der Nachtschmetterlinge als jener Thiere, bei denen diese Erscheinung schon bekannt ist und in vollkommenstem Masse auftritt. Die Erklärung des Phänomens ist für die verschiedenen Thierclassen wesentlich dieselbe, so zahlreich auch seine Variationen sind. Es wird also auch für diese genügen, wenn ich mich zunächst an die Nachtschmetterlinge halte.

Es ist Regel, dass ein nach Anbruch der Dunkelheit gefangener Nachtschmetterling, den man so hinter eine Lichtflamme hält, dass das beobachtende Auge, Flamme und der Kopf des Schmetterlings fast in einer Geraden liegen (letzterer also hart an der Flamme vorbei gesehen wird), leuchtende Augen zeigt. Die Art des Leuchtens ist mit Recht dem glühender Kohlen verglichen worden. Schöner noch und bequemer ruft man die Erscheinung hervor, wenn man einen Augenspiegel zur Beleuchtung verwendet; ich pflegte denselben mit einer Convexlinse, die ich als Lupe benützte, zu versehen. Man erkennt dann leicht, dass nicht das ganze Auge leuchtet, sondern nur eine kreisrunde Scheibe desselben, dass bei Drehung des Thieres diese Scheibe am Auge so wandert, dass sie ihre Fläche stets dem Beschauer zuwendet und dass sie, an den Rand des Auges geschoben,

hinter demselben nach und nach zu verschwinden scheint. Betrachtet man das Thier von vorne, so sieht man beide Augen leuchten, aber entsprechend der Randstellung der leuchtenden Pseudopupillen in jedem Auge nur einen linsenförmigen Abschnitt.

Die Erklärung des Augenleuchtens schliesst sich vollkommen an die des Wirbelthierauges an. Das hinter und zwischen den Sehstäben gelegene Tapetum wirft, wie wir sahen, das Licht, nachdem es die Sehstäbe durchsetzt hat, wieder zurück. Auf diesem Rückweg wird es hauptsächlich die schon einmal durchlaufenen Sehstäbe, beziehungsweise Rhabdome zum zweitenmale durchdringen und dadurch die Sehfähigkeit des Auges bei geringen Heiligkeiten erhöhen. Es ist aber bei der Structur des Tapetum kaum anders denkbar, als dass ein Theil des Lichtes auch diffus zerstreut wird. Bei geringen Helligkeiten, also unter den normalen Verhältnissen für das Dunkelauge, wird dieser kaum in Betracht kommen, bei grossen Helligkeiten, also dem besprochenen Fall, dass das Dunkelauge in die Nähe einer Lichtflamme gebracht wird, muss sich auch dieses diffus gewordene Licht bemerkbar machen.

Erinnern wir uns an den normalen Strahlengang im Dunkelauge eines Insectes, wenn ein leuchtender Punkt als Gegenstand fungirt. Das Irispigment steht zwischen den Krystallkegeln, die Strahlen eines mächtigen Lichtcylinders (vgl. Holzschnitt Fig. 11 auf S. 40) werden durch die Facettenglieder so gebrochen, dass sie sich im Bildpunkte B treffen. Dieser, in der stark reflectirenden Netzhautschichte liegend, wirkt nun selbst als leuchtendes Object und die von ihm ausgehenden Strahlen, soferne sie in die Krystallkegel ein- und durch dieselben hindurchdringend in das Auge des Beobachters gelangen können, werden gerade so gebrochen, wie die einfallenden Strahlen gebrochen worden waren; es zeigen also die Linien der Fig. 11 $x' B y'$, $p B q$, sowie alle dazwischen liegenden jetzt den Weg an, welchen die von der beleuchteten Netzhaut ausgehenden Strahlen durch den dioptrischen Apparat einschlagen, um wieder nach Aussen zu gelangen. Das Resultat ist wieder ein Strahlencylinder, der denselben Weg zurückgeht, den er, von dem beleuchtenden Lichtpunkt kommend, nach dem Auge gegangen war. Würden die Verhältnisse mathematisch genau die eben geschilderten sein, so könnte man (wie beim Wirbelthierauge) mit unbewaffnetem Auge das Leuchten nicht sehen, sondern nur mit Hilfe des Augenspiegels, denn das beobachtende Auge müsste sich genau an dem Punkte im Raume befinden, an welchem gleichzeitig der beleuchtende Lichtpunkt sein muss. Noch weniger als beim Wirbelthierauge ist aber dieser ideale Zustand im Facettenauge verwirklicht, und deshalb genügt es, wenn man, wie oben beschrieben, das Auge des Beobachters und die Lichtquelle nur näherungsweise mit dem beobachteten Facettenauge in dieselbe Linie bringt. Andererseits aber ist das geschilderte Verhalten doch die Ursache, aus welcher das Augenleuchten bei ungeeigneter Einfallsrichtung des Lichtes gar nicht und am vollkommensten mit Hilfe des

Augenspiegels beobachtet werden kann; denn dieses Instrument ermöglicht eben Lichtquelle (beziehungsweise deren Spiegelbild), beobachtendes und beobachtetes Auge in eine Linie zu stellen.

Wäre nämlich jener ideale Zustand verwirklicht, so müsste das Augenleuchten, falls ein Punkt als Lichtquelle dient, sofort verschwinden, wenn der Beobachter sein Auge aus der genannten Richtung bringt. Das ist nun, wie wir sahen, erst bei recht merklicher Verschiebung der Fall. Untersucht man mit dem Augenspiegel, indem man diesen sammt dem eigenen Auge um das Facettenauge als Centrum bewegt, und merkt sich eine Stelle, z. B. die Mitte des untersuchten Auges, so kann man gewahren, dass, auch wenn die Lichtquelle als punktförmiges Object zu betrachten ist (z. B. das Spiegelbild der Sonne durch einen Helmholtz'schen Augenspiegel als Object benützt wird), diese Stelle schön leuchtend erscheint, während man einen Bogen von ziemlich viel Winkelgraden um das Auge beschreibt. Die leuchtende Pseudopupille ist eben recht gross und die Stellung des Beobachters, bei welcher die Mitte des Auges in dieselbe hineinrückt, demnach recht verschieden von der Stellung, bei welcher sie wieder herausrückt. Gemessen habe ich die Anzahl dieser Winkelgrade nicht, da sie verschieden ist bei verschiedenen Species und auch bei demselben Individuum unter verschiedenen Pigmentzuständen des Auges.

Diese Beobachtung lehrt, dass auch bei punktförmiger Lichtquelle die aus einer Facette austretenden Lichtstrahlen nicht nur, wie es jener ideale Zustand voraussetzte, nach einer Richtung verlaufen, sondern dass sie einen Lichtkegel bilden. Dieser Lichtkegel ermöglicht es also auch, dass wir das Auge leuchten sehen, ohne Zuhilfenahme des Augenspiegels, und es frägt sich nun, woher kommt es weiter, dass beim Facettenauge, indem es leuchtet, an jedem Punkte seiner Oberfläche (oder doch an jeder Hornhautfacette) ein ganzer Lichtkegel austritt. Beim Wirbelthierauge ist das nur der Fall, wenn das Netzhautbild eine merkliche Ausdehnung hat.

Diese Frage ist leicht zu beantworten. Es mag hierbei in Betracht kommen, dass unter den genannten Umständen, wo ein grelles Netzhautbild bei voller Dunkelstellung des Pigmentes im Auge entworfen wird, dieses eben durch Diffusion des Lichtes seine Punktform verliert. Man bedenke, dass sowohl die stark lichtbrechenden Rhabdome als das Trachealtapetum so stark Licht zerstreuen und reflectiren muss, dass das Netzhautbildchen der punktförmigen Sonne so wenig punktförmig sein wird, wie etwa das Sonnenbildchen, durch eine Linse auf Milch entworfen, seine richtige Grösse zeigen würde. Mehr aber dürfte ein anderer Umstand in Betracht kommen. Die Netzhaut des Facettenauges ist im Vergleiche zu der des Wirbelthierauges sehr dick, auch das Tapetum liegt in sehr verschiedenen Ebenen. In welcher Ebene immer die Perception des Netzhautbildes geschehen möge (wenn sie überhaupt in einer Ebene geschieht), so ist kein Zweifel, dass sowohl die Netzhaut als hauptsächlich das Tapetum

in sehr verschiedener Tiefe des Auges erleuchtet wird, somit auch die zurücklaufenden Strahlen aus sehr verschiedenen Entfernungen auf den dioptrischen Apparat stossen. Wenn der Punkt *B* in Fig. 11, S. 40, den vordersten Enden der Sehstäbe entsprechen würde, so müsste nicht nur von diesem aus Licht nach den Krystallkegeln zurückkehren, sondern auch von weiter hinten gelegenen Stellen, z. B. von den Tracheen, welche das hintere Ende dieses Sehstabes umfassen, und da diese Tracheen von hinten nach vorne verlaufen, auch wieder von den verschieden tief gelegenen Antheilen derselben. Es ist aber klar, dass diese Strahlen dann unter einem anderen Winkel gegen die Axe desselben Krystallkegels, z. B. nach *n*, gelangen müssen als der Strahl *Bn*, somit auch unter einem anderen Winkel aus der Hornhautfacette austreten. Das ist offenbar die hauptsächlichste Ursache dafür, dass an jeder Facette ein ganzer Strahlenkegel das Auge verlässt, dessen Spitze in der Facette gelegen ist. Von der Grösse dieses Strahlenkegels, d. h. von der Grösse seines Spitzenwinkels hängt ceteris paribus aber direct die Grösse der leuchtenden Pseudopupille ab.

Die Erscheinungen des Augenleuchtens erklären sich also nach denselben Principien wie bei Wirbelthieraugen, sie unterscheiden sich aber insoferne, als an Stelle der Pupille eine mit der Stellung des Beobachters ihre Lage ändernde Pseudopupille tritt und die erhellten Objecte im Augenhintergrunde nicht in einer, sondern in sehr verschiedenen Ebenen liegen, demnach die an einem Punkte das Auge wieder verlassenden Strahlen in einem Strahlenkegel divergiren, auch wenn die beleuchtende Lichtquelle eine punktförmige ist.

Das Verschwinden des Augenleuchtens in Folge von Lichteinwirkung ist bei Nachtthieren eine allgemeine Erscheinung. An jedem der vielen von mir darauf geprüften Nachtschmetterlinge habe ich beobachten können, dass die am Abend gefangenen Thiere leuchtende Augen haben und dass dieses Leuchten verschwindet, wenn man sie in einen hellen Raum bringt. Die Geschwindigkeit, mit der das geschieht, ist wohl von sehr verschiedenen Umständen abhängig, vor Allem von dem Grade der einwirkenden Helligkeit; eine Eule, die des Abends in mein Zimmer geflogen kam, zeigte nach 25 Minuten kein Augenleuchten mehr, wenigstens nicht in jenen Theilen des Auges, die ich in dieser Zeit wiederholt mit dem Augenspiegel beleuchtet hatte. Das ist also ungefähr die Zeitdauer, in welcher der Zustand des Auges den Wechsel durchmacht. Langsamer geht die Umwandlung in entgegengesetzter Richtung vor sich. Nach meinen Erfahrungen braucht es immer mehr wie eine Stunde, bis das nicht leuchtende Auge wieder leuchtend geworden ist. Zweifellos hängt die Lebhaftigkeit dieser Vorgänge auch von dem Gesundheitszustand der Thiere ab. Matte, im Absterben begriffene Schmetterlinge verlieren die Fähigkeit, leuchtende Augen zu bekommen. Der Uebergang hingegen in Nichtleuchten scheint auch noch bei recht kranken Thieren verhältnissmässig gut abzulaufen: ich habe schon gesagt, dass ich wiederholt bei der Glucke (Lasio-

campa quercifolia) folgenden Versuch gemacht habe. Dem dem Dunkeln entnommenen Thiere wird sagittal eine Kopfhälfte sammt dem Auge abgeschnitten und dann wird es in die Sonne gebracht. Das zurückgebliebene Auge, zunächst wunderschön leuchtend, war nach circa einer Viertelstunde vollkommen dunkel geworden.

Was das Hervorrufen des Leuchtens bei Tage anbelangt, so muss ich bemerken, dass man für sorgfältigen Abschluss des Lichtes sorgen muss. Man täuscht sich eben leicht über den Grad der Dunkelheit in der Nacht, und eine kleine Spalte am Käfig des Thieres reicht hin, das Auge am Uebertritt in die Dunkelstellung zu verhindern.

Die Art, wie das Augenleuchten erlischt, hat, wie gesagt, Kühne nach Beobachtungen an einem Todtenkopf vollkommen zutreffend beschrieben: die leuchtende Kreisscheibe wird kleiner und kleiner, blasst dabei etwas ab, zeigt auch Unregelmässigkeiten in der Helligkeitsvertheilung besonders am Rande, bis endlich nichts mehr von ihr zu sehen ist.

Dem ist noch hinzuzufügen, dass, wenigstens bei gewissen Schmetterlingen, die klein gewordene leuchtende Scheibe zunächst von einem schwarzen, weiter nach aussen von einem bräunlichen Hofe umgeben erscheint (es sind das die Phänomene der später zu besprechenden Pseudopupille) und dass die grösseren Unregelmässigkeiten wohl von ungleicher Beleuchtung der verschiedenen Augenantheile herrühren.

Den physiologischen Vorgang, der dem Erlöschen des Augenleuchtens zu Grunde liegt, wird der Leser schon aus dem Mitgetheilten entnommen haben. Er besteht in den oben ausführlich besprochenen Pigmentverschiebungen in Folge der Lichteinwirkung. Bei den in Rede stehenden Nachtschmetterlingen kommt nur die photomechanische Wirkung des Irispigmentes in Betracht. Es ist klar, dass, wenn dasselbe in die Lichtstellung übergetreten ist, nicht nur das Netzhautbild um Vieles weniger hell, deshalb auch das aus dem Auge rückgestrahlte Licht entsprechend vermindert sein muss, sondern dass auch die leuchtende Kreisscheibe mit zunehmender Lichtstellung an Grösse bis zum Verschwinden abnehmen muss. Denn (vgl. Holzschnitt 19, S. 64) so wenig wie Lichtstrahlen durch die von *a b* entfernteren Krystallkegel noch nach *b*, dem Bildpunkte, gelangen können, um sich an der Erzeugung des Bildes zu betheiligen, wenn das Irispigment in Lichtstellung ist, ebensowenig können, von dem immer noch in *b* liegenden Bildpunkte aus, Strahlen durch diese seitlichen Facettenglieder austreten. Sie werden vom nach hinten geschobenen Irispigmente aufgefangen. Rückt das Pigment im ganzen Auge gleichmässig nach hinten, dann sind es die von *a b* entferntesten Strahlen, welche zuerst am Austritt gehindert werden: es verschwindet die periphere Zone der leuchtenden Scheibe zuerst, und mit successiver Zunahme der Lichtstellung werden ebenso successive die *a b* näher gelegenen Strahlen abgeblendet: die Scheibe geht ein, bis endlich nur wenige, vielleicht nur mehr eine Facette Licht nach aussen treten lässt: das Leuchten ist verschwunden.

Man ersieht hieraus, dass man sich jederzeit mit Hilfe des Augenspiegels von dem Zustande des Irispigmentes am lebenden Thiere überzeugen kann, ein Umstand, der mir beim Studium der Pigmentverschiebungen sehr dienlich war.

Ich komme zur Besprechung eines weiteren Verhaltens, durch welches sich die leuchtende Pseudopupille von der leuchtenden Wirbelthierpupille unterscheidet. Es besteht darin, dass die Lichtwirkung auf das Irispigment eine locale ist. Während sich also die Säugethierpupille bei Lichtwirkung im Ganzen contrahirt und dabei rund bleibt, kann die leuchtende Pseudopupille verschiedene Gestalten annehmen, indem auf einen Theil des Auges Licht eingewirkt hat, auf einen anderen keines oder doch weniger. Ich wage nicht zu behaupten, dass die nicht belichteten Theile des Auges vollkommen unberührt bleiben, doch sind, wenn sie überhaupt in Mitleidenschaft gezogen werden, die Wirkungen an ihnen mit den von mir benützten Hilfsmitteln nicht zu bemerken.

Man kann sich von dieser localen Lichtwirkung auf das Augenleuchten und somit auf das Irispigment leicht dadurch überzeugen, dass man ein in der Dunkelheit gefangenes Thier von einer gewählten Richtung aus mit dem Augenspiegel untersucht. Wenn dann die betreffende Augenstelle ihr Leuchten eingebüsst hat, so leuchten noch andere Stellen des Auges, die man nun, indem man das Thier dreht, der Beobachtung zugänglich macht.

Am schlagendsten habe ich mich von der localen Lichtwirkung durch folgenden Versuch überzeugt. Ein grosser Windenschwärmer (Sphinx convolvuli) wurde an einem Abend, während seine Augen leuchteten, auf einer Korkplatte fast unbeweglich so befestigt, dass eines seiner Augen in der oberen Gesichtsfeldhälfte die Lampe und von dieser beleuchtetes weisses Papier sah, während die untere Hälfte des Auges einem möglichst dunkel gehaltenen Raume gegenüber stand. Die beiden Sehfeldhälften stiessen in einer scharfen horizontalen Linie aneinander Nach circa 10 Minuten zeigte das Auge, mit dem Augenspiegel untersucht, in der oberen Hälfte kein Leuchten mehr, während die untere Hälfte noch schön leuchtete. Bei passender Stellung des Auges zum Beobachter konnte man die Grenze der beiden Hälften einstellen, und gewahrte nun einen correcten Halbmond mit scharfer horizontaler Grenze und nach unten gewendeter Convexität. Es entspricht dies also dem in der eben genannten Zeichnung (Fig. 19, S. 64) dargestellten Schema der Pigmentstellung, wo aus der unteren Hälfte des Auges noch Licht austreten kann, während in der oberen Alles von dem nach hinten geschobenen Irispigment absorbirt wird. Diesen Versuch habe ich zweimal mit demselben Erfolg ausgeführt.

Auch habe ich ihn in folgender Weise modificirt. Ich sorgte dafür, dass die ganze Umgebung der Lampe und das Zimmer möglichst dunkel waren und das Thier, ruhig gehalten, die Lampe immer mit derselben Facettengruppe sehen musste.

Das Resultat war, dass, während das ganze Auge noch leuchtete, eine beschränkte Stelle dunkel geworden war. Untersuchte man, indem das Thier hin und her gewendet wurde, mit dem Augenspiegel, so gab diese photomechanisch modificirte Stelle zu eigenthümlichen optischen Effecten Veranlassung, sobald man die leuchtende Pseudopupille in ihre Nähe schob.

Das Verschwinden des Leuchtens geht in der Regel mit einer recht nennenswerthen Farbenveränderung einher. Während anfangs, wie so oft beschrieben wurde, die Pseudopupillen zwei glühenden Kohlen gleichen, geht die rothe Farbe allmählich in ein matteres Orange und einen weisslichen Ton über, um selbst bisweilen, d. h nach meiner Erfahrung bei gewissen Species, in einem Grünlichweiss zu enden. Leider ist es mir nicht möglich, für diesen Farbenwechsel eine genügende Erklärung zu geben. Es läge freilich nahe, das ursprüngliche Roth dem in den Sehstäben enthaltenen Sehpurpur ähnlichem Farbstoffe zuzuschreiben und das Erblassen dann dem Ausbleichen des Farbstoffes in Folge der Lichtwirkung. Doch ist es mir, wenigstens bei Tagschmetterlingen, wo ich alsbald eine analoge Erscheinung zu besprechen haben werde, nicht gelungen, ein Ausbleichen des Farbstoffes auch im directen Sonnenlichte unter dem Mikroskope zu beobachten.

Was nun die Taginsecten betrifft, so erstrecken sich meine Untersuchungen auch hier hauptsächlich auf Schmetterlinge. Ich muss dem Späteren vorwegnehmen, dass viele Tagfalter eine schon mit freiem Auge sichtbare dunkle Pseudopupille zeigen, die von einer Gruppe Nebenpupillen umgeben ist. Alle diese erscheinen, mit oder ohne Augenspiegel untersucht, als dunkle Flecke. Es soll unten noch ausführlich von ihnen die Rede sein. Die Pseudopupille, die uns hier allein interessirt, ist von den Nebenpupillen gewöhnlich leicht durch ihre tiefere Schwärzung und ihre centrale Lage zu unterscheiden. Sie wandert mit der Drehung des Auges wie die leuchtende Pseudopupille der Nachtschmetterlinge. Nimmt man nun z. B. unseren gemeinen Rübenweissling (Pieris rapae) in die Hand und untersucht sein Auge mit dem Augenspiegel, indem man als Lichtquelle die Sonne benützt, so sieht man im Centrum der Hauptpupille einen sehr hellen, roth glänzenden Fleck. Derselbe ist so klein, dass ihn nicht Jeder mit unbewaffnetem Auge erkennen wird — ich pflege den Augenspiegel mit einer Convexlinse von 2 bis 8 Zoll Brennweite zu armiren —, und anfangs bekommt man den Eindruck, als würde er nur zeitweilig aufblitzen, um alsbald wieder zu verschwinden. Es rührt dies von zwei Umständen her. Erstens sieht man den leuchtenden Punkt nur, wenn das Licht recht genau aus der Richtung des beobachtenden Auges kommt. Der concave Augenspiegel entwirft einen Reflex, in welchem man die centrale Oeffnung als Lücke sieht. Man muss nun dieses Spiegelbild der Oeffnung, durch welche man durchblickt, hart neben die Pseudopupille oder doch neben das Auge werfen, soll man den roth leuchtenden Punkt sehen. Bei Nachtschmetterlingen genügte es voll-

kommen, wenn nur überhaupt vom Spiegel reflectirtes Licht ins Auge drang. Zweitens verliert der leuchtende Punkt seine rothe Farbe schon nach einer oder doch sicher nach einigen Secunden der intensiven Beleuchtung und wird weisslich und unscheinbar, so dass er der Beobachtung leichter entgeht. Die Schmetterlinge pflegen sich bei dieser Untersuchung nicht ruhig zu halten, sie bedroht sie am Leben (mir sind sie wiederholt todt in der Hand geblieben, ob in Folge von Hitze, lasse ich dahingestellt), und deshalb machen sie mit dem Kopfe unruhige Bewegungen. Sowie nun die Pseudopupille in Folge dessen ihren Platz ändert, leuchtet auch wieder der helle Fleck in derselben in grellem Roth auf, um sofort wieder abzublassen und in Folge neuerlicher Kopfdrehungen an einer anderen Stelle aufzutauchen. Dies sind die Ursachen der Unstetigkeit der Erscheinung am Tagschmetterling.[1]

Die Erklärung dieser Form des Augenleuchtens ergibt sich aus der Erklärung des Augenleuchtens der Nachtschmetterlinge sofort, wenn man die anatomischen Verhältnisse in Betracht zieht. In der That habe ich erst die Vermuthung gehabt, man müsse auch bei Taginsecten eine, wenn auch sehr kleine leuchtende Scheibe finden und, indem ich nach ihr suchte, fand ich das beschriebene Phänomen. Denn wenn auch ein Tapetum von der Art, wie wir es bei Nachtschmetterlingen kennen gelernt haben, hier nicht vorkommt, so wissen wir doch, dass ein solches zum Zustandekommen des Augenleuchtens nicht nothwendig ist, und betrachten wir das Auge z. B. des Rübenweisslings auf dem Durchschnitt (Taf. IV, Fig. 34), so verhält es sich, was die Pigmentlagen betrifft, recht ähnlich dem Auge eines Nachtschmetterlings in Lichtstellung oder in annähernder Lichtstellung. Letzteres leuchtet noch, und wenn ersteres nicht mehr leuchtend gefunden wurde, so liegt das gewiss nur an ungenügenden Untersuchungsmitteln. Es war deshalb recht wahrscheinlich, dass auch Taginsecten mutatis mutandis Leuchten zeigen, und wirklich hat der helle Fleck in der Pseudopupille des Rübenweisslings recht viel Aehnlichkeit mit dem letzten Reste des Leuchtens an Nachtschmetterlingen, bei denen man auch schon um den leuchtenden, punktförmig gewordenen Kreis die dunkle Pseudopupille sieht. Dass die dioptrischen Verhältnisse im Auge der Tag- und Nachtschmetterlinge nicht dieselben sind, wie wir sahen, kommt hier nicht in Betracht, denn in jedem Falle müssen die Strahlen von einem Netzhautelement, das durch eindringendes Licht beleuchtet wurde, wesentlich auf demselben Wege zurückkehren, den sie auf dem Wege nach dem Netzhautelement zurückgelegt hatten. Es lässt sich nun freilich in der genannten Fig. 34 nicht genauer angeben, wo Licht zurückgeworfen wird, ob erst an der Membrana fenestrata oder schon früher etwa an den die Sehstäbe begleitenden Tracheen oder noch später oder

[1] Ich will nicht unerwähnt lassen, dass man bei jenen Insecten, die Nebenaugen besitzen, diese in der vorzüglichsten Weise leuchten sieht, wenn man mit dem Augenspiegel untersucht.

auch an allen drei Orten. Das aber ist sicher, dass wegen der bis unten reichenden Pigmenthüllen alle Strahlen absorbirt werden müssen, die auf ihrem Rückwege nicht in der Richtung nach den Spitzen der Krystallkegel verlaufen. Diese aber dringen dann nahezu genau in der Axe des Facettengliedes in den dioptrischen Apparat ein und erleiden hier eine ganz analoge Brechung, wie die einfallenden Strahlen erlitten haben.

Stellen wir uns nämlich einen Querschnitt des Sehstabes als beleuchtete und somit leuchtende Fläche vor, so wird von diesem ungefähr an der vorderen Corneafläche ein verkehrtes Bildchen entworfen (sowie normalerweise von einem kleinen äusseren Objecte an der Spitze des Krystallkegels ein verkehrtes Bild entworfen wird), dessen Lichtstrahlen aber wegen der Linsencylinderwirkung so wenig divergiren, dass sie in ihrer Verlängerung nur ein ganz kleines Stückchen des Sehfeldes treffen. Haben wir ja gesehen, dass der dioptrische Apparat jedes Facettengliedes seinem Sehstab nur Licht aus einem sehr beschränkten Gebiete des Sehfeldes, dieses aber in verhältnissmässig grosser Intensität zuführt. Oder correcter ausgedrückt: nach den obigen Darlegungen über den Strahlenverlauf in den Tagaugen gelangen in das Netzhautelement eines Facettengliedes nur Strahlen, welche von einem engbegrenzten Antheile des Sehfeldes ausgingen, diese aber in relativ grosser Intensität. Der Querschnitt des vordersten Theiles eines Netzhautelementes enthält also Punkte, welche entsprechenden Punkten jenes Stückes des Sehfeldes conjugirt sind. Alle Strahlen, welche diesen Querschnitt passiren, müssen also auch an die zugehörigen Punkte des Sehfeldes gelangen. Nun müssen aber alle zurückkehrenden Lichtstrahlen, soferne sie überhaupt das Auge verlassen, jenen Querschnitt des Netzhautelementes durchsetzen.

Was wir mit dem Augenspiegel beobachten, ist also eine volle Bestätigung der im dioptrischen Theile dargelegten Verhältnisse. Es beweist, dass aus jedem Facettenglied nur in einer sehr bestimmt eingehaltenen Richtung Licht zurückstrahlt, dieses aber auffallend intensiv ist; demnach müssen wesentlich dieselben Verhältnisse auch für das eindringende Licht obwalten. Beobachtet man im dunkeln Zimmer unter Benützung einer Kerzenflamme zur Beleuchtung, so gewahrt man, dass der leuchtende Punkt im Inneren der schwarzen Pseudopupille kleine Verschiebungen erleidet, wenn man den Spiegel ein wenig dreht. Der Sinn dieser Verschiebungen entspricht der jeweiligen Richtung des einfallenden Lichtes, indem z. B. bei Verschiebung des Spiegelbildes der Kerze nach rechts eine Facettengruppe ins Leuchten geräth, die auch (spurweise) weiter nach rechts liegt.

So gibt die Kleinheit des leuchtenden Fleckes in der Pseudopupille einen Massstab für die Schärfe des Netzhautbildes ab, ja man kann den Lichtpunkt bei Beleuchtung geradezu als das von Aussen gesehene Netzhautbildchen der Sonne auffassen. Sieht man doch auch mit Hilfe des Augenspiegels ein Netzhautbild im menschlichen Auge.

Das Verblassen des Augenleuchtens bei Tagschmetterlingen bin ich, wie schon erwähnt, nicht zu erklären im Stande, da ich ein Schwinden des rothen Farbstoffes in den Sehstäben nicht beobachten konnte. Ich zerzupfte das Auge eines Rübenweisslings und sah unter dem Mikroskope die rothen fadenartigen Gebilde der Sehstäbe. Dann brachte ich das ganze Mikroskop sammt dem Präparate in die Sonne, wo letzteres nahezu im Brennpunkte des beleuchtenden Hohlspiegels lag. Trotzdem war auch nach einer Viertelstunde keine Aenderung in der Intensität der Farbe zu erkennen.

Nachdem ich nun das Augenleuchten der Insecten im Grossen und Ganzen besprochen habe, will ich gewisse Einzelnheiten, sowie meine Erfahrungen an verschiedenen Thieren mittheilen.

Zunächst, dass ich nicht unterlassen habe, mich davon zu überzeugen, dass das Augenleuchten eine rein dioptrische Erscheinung ist, wie beim Wirbelthiere und dass keine Lichtproduction im Auge stattfindet. Schon aus dem beschriebenen Verhalten des Auges ist mit Sicherheit zu entnehmen, dass nicht etwa leuchtende Körper wie im Leuchtorgan von Lampyris vorhanden sind, aber an etwas anderes konnte gedacht werden. Es könnten Stoffe im Augenhintergrunde sein, welche nachleuchten, d. h. wenn auch nur kurze Zeit nach der Belichtung selbst Licht produciren. Thun dies ja selbst die fluorescirenden Stoffe, und sind solche im menschlichen Auge nachgewiesen.

Ich construirte mir einen Apparat (nach Art des Phosphoroskopes von Becquerel), der mit Hilfe eines rotirenden Zahnrades gestattete, das Auge eines Nachtschmetterlings in Dunkelstellung zu beleuchten, während es für den Beobachter verdeckt war und gleich nach Abblendung der Beleuchtung sichtbar werden zu lassen. Durch rasches Rotiren konnte sich dies oftmals in der Secunde wiederholen, so dass ein Nachleuchten, selbst wenn es von sehr kurzer Dauer wäre, hätte bemerkt werden müssen.

Der Taubenschwanz (Makroglossa), als ein bei Sonnenschein fliegender Nachtschmetterling, hat, wie wir sahen, Augen, die sich sowohl von jenen der Tagschmetterlinge wie der Nachtschmetterlinge im feineren Baue unterscheiden. (Vgl. Taf. II, Fig. 17 und Taf. VI, Fig. 63.) Auch sein Augenleuchten ist eigenthümlich. Mit dem Augenspiegel betrachtet, zeigt sich ein auffallend grosser, schön grün glänzender Fleck im Inneren der Pseudopupille. Ich sah dieses wiederholt, und zwar am Tage, bei diffusem oder directem Sonnenlicht.

Auch der Bärenspinner (Euprepria) ist ein am Tage sich herumtreibender Abendfalter. Er zeigte mir aber ein Leuchten, das dem der Tagschmetterlinge entsprach, also nur einen ganz kleinen hellen Fleck.

Sehr gut eignete sich zum Studium des Augenleuchtens bei Nachtschmetterlingen auch das rothe Ordensband (Catocala nupta), dessen Augen gross genug sind, um das Leuchten an einem Theile zum Schwinden zu

bringen (durch Lampenbeleuchtung in circa einer Viertelstunde), während es noch an anderen weiter besteht. Ich brachte ein solches Thier am Tage, wenn seine Augen gleichmässig dunkel erschienen, in einen lichtverschlossenen Raum und nahm es nach zwei Stunden heraus. Die Augen zeigten das schönste Leuchten.

Was die Tagschmetterlinge betrifft, so glaubte ich anfangs nur bei jenen Species eine leuchtende Pseudopupille zu finden, die keine schwarzen Augen haben. Denn der nächste Verwandte des oben behandelten Rübenweisslings, der schwarze Augen hat (ich kann nicht sicher sagen, ob es Pieris crataegi oder brassicae war), zeigte mir trotz mancher Bemühungen kein Leuchten. Ebenso viele andere schwarzäugige Insecten, insbesondere Käfer. Doch fand ich später bei dem eben genannten Bärenspinner trotz seiner schwarzen Augen ein Leuchten wie bei Tagschmetterlingen, und habe seitdem an mehreren schwarzäugigen echten Tagschmetterlingen die Erscheinung beobachtet. So z. B. beim Wiesenbläuling (Lycaena).

In meinen Notizen finde ich, dass ich die typische Form der leuchtenden Pseudopupille bei folgenden Tagschmetterlingen gesehen und angemerkt habe: bei Vanessa urticae, C-album und cardui, dem Bärenspinner (Euprepia), Lycaena corydon, Coenonympha Pamphilus, Argynnis Latonia, Polias, Coleas Hyale, Polyomatus phlaeas, dem Rübenweissling (Pieris rapae) und einer Hipparchia (Medea?), welche alle einen rothen Augenreflex zeigen, während mir Pararge megarea, Melanargia galathea, sowie Epinephele grünes Augenleuchten zeigten; vom Taubenschwanz habe ich dasselbe schon angeführt, und ganz ähnlich diesem verhält sich Hesperia coma. Plusia gama zeigt bei Tage im Inneren der schwarzen Hauptpupille nur einen helleren Fleck, der erst am Abend in die leuchtende Pseudopupille übergeht. Es liegt der Gedanke nahe, dass diese grüne Farbe des reflectirten Lichtes der Ausdruck längeren Aufenthaltes im Sonnenschein ist, doch liegen die Dinge nicht so einfach, dass sie ohne genauere Untersuchung beurtheilt werden können.

Ich habe natürlich auch andere Insecten auf die Anwesenheit der leuchtenden Pseudopupille untersucht, und, wie zu erwarten war, gefunden, dass sie eine in der Insectenwelt recht verbreitete Erscheinung ist. Nur bei Käfern konnte ich sie niemals sehen. Auch wenn ich z. B. Hydrophilus piceus im Dunkeln gehalten hatte, in welchem Falle das Irispigment ja eine Stellung einnimmt, welche der bei Nachtschmetterlingen durchaus ähnlich ist, konnte ich ein Leuchten nicht sehen. Als Ursache hiefür kann das massige und dichte Retinapigment der Käfer angesehen werden, ob das aber die alleinige Ursache ist, muss ich dahingestellt lassen.

Schön sieht man das Augenleuchten, und zwar nach dem Typus der Tagschmetterlinge in den unteren Hälften der Libellenaugen. Ich habe es bei verschiedenen Arten gesehen, hebe hier aber Libellula vulgata (Diplex)

als bestimmt besonders hervor. Auch bei unseren grossen grünen Heuschrecken (Locusta viridissima oder caudata), die eine sehr kleine dunkle Pseudopupille haben, kann man, unter gewissen gleich zu besprechenden Bedingungen, noch im Inneren derselben das hellglänzende Pünktchen erkennen.

In anderer Art zeigt sich das Augenleuchten bei Untersuchung mit dem Augenspiegel und directem Sonnenlicht an allen jenen Insecten, deren Augen arm an schwarzem Pigment sind. Eine Stubenfliege z. B. zeigt einen ziemlich grossen roth glänzenden, aber nicht scharf begrenzten Fleck, in dessen Mitte eine viel hellere Stelle besonders aufleuchtet. Ebenso verhält sich im Allgemeinen das Auge der übrigen Dipteren. Bei manchen ist der centrale hellste Fleck, den ich als das Analogon der leuchtenden Pseudopupille betrachten muss, besonders schön ausgebildet, z. B. bei Eristalis. Sehr schön zeigt sich bei dieser Untersuchungsart wieder die Differenz der beiden Augenhälften der Libellen, indem auch hier der obere Augenantheil das Verhalten des Fliegenauges, der untere der des Auges der Tagschmetterlinge zeigt. Man denke sich in Fig. 67 (Taf. VII) den grossen schwarzen Fleck, abgesehen von einem schmalen Randstreifen, voll leuchtend, und in Fig. 66 die mittlere schwarze Hauptpupille mit einem leuchtenden Fleck versehen, so hat man einen Begriff von den beiden Formen des Augenleuchtens.

Man kann aber mit Hilfe des Augenspiegels am Libellenauge noch eine andere physiologisch bedeutsame Beobachtung machen. Dreht man das Thier, indem man die untere Augenhälfte beobachtet, und achtet auf die Geschwindigkeit, mit welcher die leuchtende Pseudopupille wandert, und macht dann dasselbe mit der oberen Augenhälfte, so wird man nicht im Zweifel darüber sein, dass im letzteren Falle die Bewegung eine weit raschere ist. Erinnern wir uns daran, dass die Lichterscheinung in gewissem Sinne als das von aussen sichtbare Netzhautbild betrachtet werden kann, so ersieht man, dass ein Object von gewisser Winkelgeschwindigkeit im oberen Theile des Sehfeldes ein Netzhautbild entwirft, das sich schneller über die Netzhaut bewegt, als wenn dasselbe Object sich im unteren Theile des Sehfeldes bewegen würde. Oben habe ich auf Verhältnisse hingewiesen, die dafür sprechen, es sei der obere Theil des Libellenauges wesentlich zum Sehen von Bewegungen bestimmt, der untere zur Erkennung von Formen. Das geschilderte Verhalten am Augenspiegel dient als kräftige Stütze hiefür.

Die Verwaschenheit und Grösse des Netzhautreflexes bei allen nach dem Typus des Fliegenauges gebauten Insectenaugen erklärt sich von selbst, wenn man die Lichtzerstreuung auf der Netzhaut wegen des mangelnden schwarzen Pigmentes in Betracht zieht. Ich habe oben von der Diffusion des Lichtes an der Netzhaut als Ursache der grossen leuchtenden Pseudopupille von Nachtschmetterlingen gesprochen. Am Fliegenauge muss diese Diffusion eine viel stärkere sein, und da auch das typische schwarze

Irispigment mangelt, so wird der helle Kreis auch keine so scharfen Ränder haben. Immerhin aber ist zu erwarten, dass das eigentliche Netzhautbild als Centrum des verwaschenen Fleckes sich mit besonderer Intensität abhebt, wie wir das thatsächlich sehen.

Die gegenseitige Lage des Corneareflexes und der Pseudopupille.

Wie gesagt, sieht man das Leuchten der Pseudopupille bei sehr vielen Insecten, aber nicht bei allen. Eine vermuthete Ursache für den Wegfall der Erscheinung habe ich schon erwähnt, es ist die Kleinheit und Lichtschwäche derselben. Bei anderen Thieren aber dürfte noch eine andere Ursache im Spiele sein, deren Besprechung einiger physikalischer Erläuterungen bedarf und auch für das Folgende noch von Bedeutung ist. Ich will die Sache hier also besonders behandeln.

Ich habe gezeigt, dass und warum die leuchtende Pseudopupille im Grunde jener Facettenglieder gesehen wird, deren Axen in ihrer Verlängerung genau oder näherungsweise das Auge des Beobachters treffen. Sie erscheint also (in der Regel) an jener Stelle des Insectenauges, an welcher die Gesichtslinie des Beobachters die Insectencornea senkrecht schneidet. Nun bildet aber die Cornea selbst eine mehr oder weniger kugelförmige Wölbung, die als Convexspiegel wirken kann. Sie entwirft also wie die Cornea des Menschen ein Spiegelbild von jeder Lichtquelle. Die Lage dieses Spiegelbildes der Sonne bei Untersuchung mit dem Augenspiegel muss nun aber wieder durch die Richtung gegeben sein, in welcher die Gesichtslinie des Beobachters die Hornhautoberfläche des Insectenauges senkrecht trifft, denn der Werth des Augenspiegels beruht ja eben darauf, dass die Lichtquelle mit dem beobachtenden Auge von dem beobachteten Auge aus in derselben Richtung liegt.

Man sollte also zunächst glauben, dass die Pseudopupille überhaupt nicht Gegenstand der Beobachtung sein könne, da sie von dem starken Corneareflex zugedeckt werden müsse. Und in der That glaube ich, dass dies die Ursache ist, aus welcher bei vielen Thieren eine leuchtende Pseudopupille nicht gesehen werden kann.

Es frägt sich nun, wieso sieht man sie bei anderen Thieren? Aus zweierlei Ursachen. Erstens, weil viele Insecten gar keinen Corneareflex in Form eines Bildchens haben. Es sind das alle jene, deren vordere Corneafläche nicht eine gekrümmte Fläche darstellt (wie z. B. bei den im Wasser lebenden Käfern und Krebsen in Taf. II, Fig. 16 und Taf. V, Fig. 45 bis 56), sondern in Facetten zerfällt, deren jede eine kleine, nach vorne convexe Fläche bildet (z. B. bei den Schmetterlingen, Taf. IV, Fig. 28 bis 36). Eine solche Cornea entwirft kein einheitliches Spiegelbild der Lichtquelle, sondern jede Facette wirkt als selbstständiger Convexspiegel: die mikroskopisch kleinen Spiegelbilder dieser aber bilden in ihrer Gesammtheit

nur einen Schimmer über das Auge, der die Wahrnehmung der leuchtenden Pseudopupille nicht stört. Werden die Krümmungshalbmesser der einzelnen Facetten aber recht gross, d. h. nähert sich die Gestalt der Fläche einer einfach gekrümmten, so entsteht doch ein Cornearefiex, ähnlich dem an einer glatten Hornhautfläche, nur weniger scharf (z. B. bei Libellen, Taf. VI, Fig. 58). Man kann also in dieser Weise schon mit freiem Auge bestimmen, welcher Art die vordere Hornhautfläche eines Thieres ist.

Zweitens aber sieht man oft die leuchtende Pseudopupille trotz starken Cornearefiex aus folgender Ursache.

Oben (S. 24) wurde gelegentlich der Dioptrik des Limulusauges auseinandergesetzt, dass, wenn die anatomische Axe des Kegels die Corneaoberfläche nicht senkrecht schneidet, der Kegel also geneigt auf der Cornea aufsitzt, an der Kegelspitze Strahlen zur Vereinigung gelangen, die nicht von jenem Antheile des Sehfeldes stammen, der durch eine auf die Cornea errichteten Senkrechten getroffen wird, sondern von einem Sehfeldantheil, der mit diesem einen recht bedeutenden Winkel einschliessen kann (vgl. Holzschnitt Fig. 9, S. 25). Wir erkannten in dieser Einrichtung ein Mittel, das Sehfeld des Thieres bedeutend zu vergrössern, ohne der Cornea eine gefährlich starke Wölbung zu geben Dieses Mittel ist in der Thierwelt viel verbreiteter, als man nach der groben mikroskopischen Untersuchung erwarten könnte, wie die feinere Untersuchung der leuchtenden oder nicht leuchtenden Pseudopupille mit Hilfe des Augenspiegels beweist. Da gewahrt man nämlich als eine ganz gewöhnliche Erscheinung die örtliche Verschiebung des Cornearefiexes gegen die Pseudopupille, erkennt auch wieder, wie uns das die anatomische Untersuchung von Limulus und von einigen anderen Thieren erwarten liess, dass diese Verschiebung an den Rändern des Auges ihr Maximum erreicht. Bei gewissen grossen Libellen und Heuschrecken z. B. wäre es wegen des Zusammenfallens von Pseudopupille und Cornearefiex nicht möglich, erstere zu sehen, wenn nicht eine gegenseitige Verschiebung der beiden Phänomene einträte, sobald man die Beobachtung vom Centrum des Auges gegen den Rand hin fortsetzt. Hier fallen die beiden Lichterscheinungen räumlich ganz auseinander, indem der Cornearefiex peripherer liegt als die Pseudopupille, ja ersterer schon am Rande des Auges verschwunden sein kann, während man die letztere noch übersieht.

Die Erklärung hiervon ist nach dem gemachten Hinweis kaum mehr nöthig. Man braucht sich nur wieder zu erinnern, dass der Weg der Strahlen in einem dioptrischen Systeme, wenn er gegeben ist für die eine Richtung des fortschreitenden Lichtes, auch für die entgegengesetzte Richtung zutrifft. In Holzschnitt Fig. 9, S. 25, wird also der Strahl, der von dem beleuchteten Punkte a' ausgeht, den Weg $a'oc$ zurücklegen, da ein von c nach o verlaufender Strahl, wie wir sahen, den Weg coa' gegangen war. Ist also die Netzhaut bei a' durch den Augenspiegel erleuchtet, so wird die leuchtende Pseudopupille in der Richtung co zu

sehen sein; der Cornearefiex aber wird bei x oder einem Punkte, der von o noch weiter als x gegen die Peripherie des Auges gelegen ist, sichtbar sein, nämlich an jener Stelle der Corneaoberfläche, an der diese von der Gesichtslinie des untersuchenden Auges senkrecht getroffen wird.

Im Centrum des Auges, dem der Kegel A der Figur entspricht, fallen Pseudopupille und Cornearefiex zusammen, da der Weg des nach a gelangenden Strahles senkrecht auf der Hornhautoberfläche steht.

Dieses örtliche Auseinanderfallen von Pseudopupille und Cornearefiex gibt also in theoretischer Beziehung eine schöne Bestätigung der auf anderem Wege gefundenen Art der dioptrischen Erweiterung des Sehfeldes; in praktischer Beziehung ist sie von Wichtigkeit, weil sie ermöglicht, die Pseudopupille noch bei Thieren zu sehen, wo ein starker Cornearefiex dies sonst unmöglich machen würde. Es gilt dies nicht nur für die leuchtende Pseudopupille, sondern in noch höherem Grade für die schwarze, die unser Interesse später noch in Anspruch nehmen wird.

B. Krebse. Es war zu erwarten, dass bei der Aehnlichkeit im Baue der Augen von Insecten und Krebsen auch bei diesen letzteren Erscheinungen, welche dem Augenleuchten entsprechen, vorhanden sein werden. Ich kannte dieselben schon, ehe ich wusste, dass die Aehnlichkeit sich bis auf die Verschiebung des Irispigmentes und die Anwesenheit eines Tapetums erstreckt. So viel mir bekannt, ist das Leuchten der Krebsaugen bisher nicht beschrieben worden. Es hängt das wohl mit der grösseren Unzugänglichkeit des lebenden Materiales zusammen.

Zuerst sah ich an einem der kleinen, in unseren Seen und Bächen vorkommenden gemeinen Krebse (Astacus) mit Hilfe des Augenspiegels und bei Sonnenbeleuchtung eine roth leuchtende Pseudopupille. Das Thier war vorher im Dunkeln gewesen. Indem das Leuchten verschwindet, bleibt eine schwarze Pseudopupille zurück. Ich habe den Versuch bei Sonnenbeleuchtung, sowie bei künstlicher Beleuchtung am Abend oder des Morgens ausgeführt, im Allgemeinen mit demselben Erfolg. Freilich fand ich bisweilen die Augen nicht leuchtend, wenn ich sie leuchtend erwartet hatte (nie umgekehrt), was, wie ich jetzt weiss, mit dem Gesundheitszustande des Thieres zusammenhing. Das Auftreten des Zustandes, in welchem die Augen leuchten, ist bei Krebsen viel mehr vom Wohlbefinden des Thieres abhängig als bei Insecten — so weit man dieses Wohlbefinden beurtheilen kann. Ich habe schon auf dieselbe Thatsache betreffs der Verschiebung des Irispigmentes, das ja mit dem Augenleuchten in ursächlichem Zusammenhang steht, hingewiesen.

Obwohl die mikroskopische Untersuchung des Flusskrebses (Astacus fluviatilis) ein Tapetum an der Netzhaut erwies, so steht sein Leuchten doch weit hinter dem mancher Meerkrebse zurück. Taf. VII, Fig. 71 und 72, zeigt die Augen eines Einsiedlerkrebses (Pagurus); Fig. 69 und 70 das Auge einer Species von Palaemon, dessen Leuchten dem von Nachtschmetterlingen nicht nachsteht, und Fig. 73, 74 die Augen von Sicyonia sculpta.

In jedem Paare dieser Abbildungen ist Licht- und Dunkelauge desselben Thieres nebeneinander gestellt und bei Lupenvergrösserung abgebildet, sämmtlich so wie man sie bei Beleuchtung mit dem Augenspiegel sieht. Das Leuchten der Dunkelthiere verging im Laufe von Minuten, wenn sie ans Licht gebracht wurden, so dass das in Fig. 70 dargestellte Auge in das der Fig. 69, Fig. 72 in 71, Fig. 74 in 73 überging.

Ein ähnlich intensives Augenleuchten sah ich nach Einwirkung der Dunkelheit bei Dromia vulgaris — ich verweise auf die ausgesprochene Dunkelstellung, welche Iris- und Retinapigment bei diesem Thiere eingeht, wie Taf. V, Fig. 55 und 56, zeigt; ferner bei Nica edulis, Sicyonia sculpta und Anderen. Während bei diesen Thieren das Auge eine grosse leuchtende Scheibe zeigt, wie bei den Nachtschmetterlingen, nähert sich das Bild bei anderen Krebsen insoferne dem der Tagschmetterlinge, als die leuchtende Pupille kleiner ist und im Inneren einer schwarzen Pseudopupille sichtbar wird, oder es ist die leuchtende Fläche nicht so scharf begrenzt und nicht so intensiv wie bei den erstgenannten Thieren. Immer aber ist es ein unzweifelhaftes Leuchten, das im hellen Raume rasch vergeht. Ohne auf das Verhalten der einzelnen Thiere näher einzugehen, führe ich an, dass ich derartiges Augenleuchten bei Carcinus maenas gesehen und Taf. VII, Fig. 68, abgebildet habe; ferner bei Innachus, Scyllarus arctus, Pisa, Galathea strigosa, Herbstia und Maja verrucosa. Waren die Thiere am Lichte, so verschwand das Leuchten vollkommen bei Innachus, Galathea, Pagurus, den verschiedenen Species von Palaemon, Sicyonia sculpta, während ein sehr kleiner Rest einer leuchtenden Pupille, wie bei Tagschmetterlingen, bei Carcinus maenas zurückblieb. Wir wissen, dass diese Krabbe sich wirklich wie ein Tagthier benimmt und auch im Sonnenschein ihr Wesen treibt.

Eine eigenthümliche Stellung nehmen Palinurus (die Langusta), Homarus (der Hummer) und Scyllarus arctus (der Bärenkrebs) ein, indem ihre Augen, wenn sie im Dunkeln waren, ein unzweifelhaft rothes, ausgedehntes, aber nicht scharf begrenztes Leuchten zeigen, das am Lichte schwächer wird, auch die Farbe ändert, aber doch als ein ausgebreiteter weisslicher Schimmer bestehen bleibt. Von einer Pseudopupille kann man wegen der schlechten Begrenzung nicht sprechen.

An Portunus konnte ich bei Untersuchung mit dem Augenspiegel überhaupt kein Augenleuchten und keine Veränderung in Folge von Lichteinwirkung beobachten. Wie die spätere mikroskopische Untersuchung lehrte, hat diese Krabbe wirklich kein Tapetum, wohl aber eine Lichtverschiebung von Iris- und Retinapigment. (Siehe Taf. IV, Fig. 37 und 38.) Es liegt wohl an dem Mangel reflectirten Lichtes, dass mir der optische Effect dieser Verschiebungen entgangen ist.

Ebenso hatten die Augen der frisch aus dem Dunkelkasten entnommenen Exemplare dasselbe Aussehen, wie der in der Sonne gehaltenen, bei Peneus membranaceus und Squilla mantis. Bei diesen stimmte die

mikroskopische Untersuchung vollkommen mit dem Augenspiegelbefund, denn keiner dieser Krebse zeigte an den Schnitten Verschiedenheiten bei Licht- und Dunkelauge. Der erstere hat, wie wir sahen, überhaupt kein oder fast kein Pigment. Fast bei allen von mir untersuchten Crustaceen habe ich wieder das oben bei den Insecten besprochene Phänomen beobachtet, dass gewöhnlich am Rande des Auges der Cornearefiex von der leuchtenden Pseudopupille örtlich abweicht, und zwar natürlich wieder in dem Sinne, dass der Cornearefiex peripherer liegt als die Pseudopupille. Ja man kann hier die Pseudopupille in der Regel nur dann gut sehen, wenn man solche Stellen des Auges aufsucht, wenigstens wenn sie klein ist. Es weicht also auch hier die optische Axe des Facettengliedes von der auf der Corneaoberfläche desselben errichteten Senkrechten nennenswerth ab, und wird auch bei diesen Krebsen so wie es bei Limulus und manchen Insecten besprochen wurde, das Sehfeld durch diese Einrichtung weiter gemacht, als es der Corneawölbung entsprechen würde.

Einige weitere Beobachtungen über die Physiologie der Pigmentverschiebungen will ich hier noch anführen, mehr um dadurch zu eingehenderen Versuchen anzuregen, als um Fertiges mitzutheilen.

Der Uebergang von der Dunkelstellung zur Lichtstellung geschieht viel rascher, als der Uebergang von der Licht- zur Dunkelstellung. Ich hatte anfangs geglaubt, dass die Krebsaugen überhaupt nur des Nachts leuchten, weil ich sie gewöhnlich nur des Morgens, indem ich sie aus dem Dunkelkasten nahm, leuchtend fand. Später überzeugte ich mich, dass das Leuchten doch auch bei Tage eintritt, wenn man die Thiere nur lange genug im Dunkeln hält. Das Leuchten verschwindet an der Sonne im Laufe von Minuten und tritt im Dunkelkasten wieder auf im Laufe von Stunden. Auch überzeugte ich mich z. B. an verschiedenen Species von Palämon, dass die Oeffnung des Dunkelkastens, die so kurz dauert, dass das Augenleuchten beim Schliessen noch nicht verschwunden ist, doch bewirkt, dass noch nach einer Stunde kein Auge leuchtet. Erst nach drei Stunden fand ich wieder schönes Augenleuchten.

Es ist eine naheliegende Frage, ob die Pigmentverschiebungen im Krebsauge directe Lichtwirkungen oder ob sie reflectorisch ausgelöste Bewegungen sind. Ich habe auf verschiedenen Wegen versucht, diese Frage zu beantworten, bin aber zu keinem mich befriedigenden Resultate gekommen. Bei einer Reihe von Thieren (ein grosser Palinurus, zwei Scyllarus, drei Maja, ein Pagurus) bohrte ich auf einer Seite den Augenstiel an und entfernte aus dem centralen Canal alle Weichtheile, also auch den Sehnerv. Es zeigten sich dann wohl Unterschiede der beiden Augen, wenn man mit dem Augenspiegel prüfte und die Thiere vorher in der Sonne oder im Dunkeln gehalten hatte, nur waren dieselben nicht eindeutig genug. Nur das ging aus den Versuchen hervor, dass das operirte

Auge gar nicht, oder doch weit geringer auf Hell und Dunkel reagirte als das normale. Wie leicht einzusehen, könnte das ganz wohl von der gestörten Ernährung herrühren.

Ferner, habe ich eine ganze Reihe von Versuchen gemacht (Palämon eignet sich dazu am besten), in denen ich dem im Dunkeln gehaltenen Thiere ein Auge, natürlich sammt dem Augenstiel, abschnitt, Thier und Auge dann an die Sonne brachte, oder umgekehrt. Es zeigte sich, dass im ersteren Falle das dem Thiere gelassene Auge natürlich zu leuchten aufhörte, während das abgeschnittene fortleuchtete. In einem Falle fand ich die Augen (ich machte den Versuch immer zugleich an mehreren Thieren) nicht nur nach einer Stunde, sondern noch am nächsten Morgen, nach 17 Stunden leuchtend, obzwar ich sie auch da wieder in der Sonne liegend antraf. Andererseits hatte ich bei mehreren Palaemonen, die in der Abendsonne gehalten waren, je ein Auge abgeschnitten, diese wie die Thiere dann in den Dunkelraum gebracht; am nächsten Morgen fand ich die am Thiere gelassenen Augen natürlich leuchtend, während die abgetrennten Augen in voller Lichtstellung verblieben waren. Es ist selbstverständlich, dass die abgetrennten Augen vor Vertrocknen geschützt sein müssen.

Diese Versuche sprechen wohl dafür, dass man es hier mit reflectorisch ausgelösten Pigmentbewegungen zu thun hat. Sie sind aber durchaus nicht einwurfsfrei, hätten auch nur zur vorläufigen Orientirung über die Möglichkeit der experimentellen Prüfung dienen sollen. Leider war mir nicht genügend Zeit in Neapel gegönnt, die Frage definitiv zu beantworten. Es liegt nämlich auf der Hand, dass eine hinlänglich rasche Abnahme der Erregbarkeit nach Abtrennung des Auges auch die Ursache für das Verbleiben des Auges in dem Zustand sein kann, in welchem es sich im Momente der Exstirpation befindet.

Auf die Nothwendigkeit, dass die Thiere in gesundem Zustande sein müssen, sollen sich die Pigmentverschiebungen correct vollziehen, habe ich schon wiederholt hingewiesen. Es ist mir z. B. vorgekommen, dass aus einer ganzen Reihe von im Dunkelkasten gehaltenen Krebsen einer aus dem Aquarium herausgesprungen war. Er war nicht ins Trockene gerathen, sondern sass in einer Tasse, die einige Centimeter hoch Wasser enthielt. Trotzdem war er der einzige von allen Krebsen, der keine leuchtenden Augen zeigte, obwohl man ihm im Uebrigen ein Unbehagen nicht ansehen konnte.

Endlich habe ich mich bemüht, zu ermitteln, ob die Pigmentverschiebungen durch elektrische Reizung erzielt werden können. Auf diese Weise müsste man erfahren, welcher der Ruhezustand der Pigmentlagen ist. Leider haben mir auch diese Versuche keine befriedigenden Resultate ergeben. Aeussere Verhältnisse zwangen mich, die meisten an Hydrophilus anzustellen, bei welchem Thiere erst durch die mikroskopische Untersuchung ein Urtheil über die Pigmentstellung zu gewinnen ist. Am meisten wäre zu erwarten von Reizung des leuchtenden und des nicht leuchtenden

Auges eines grossen Nachtschmetterlings. Solche bekam ich aber nur während meines Landaufenthaltes, wo mir die elektrischen Reizmittel nicht zur Verfügung standen.

2. Das Phänomen der Pseudopupillen.

Ich komme zur Besprechung eines merkwürdigen optischen Phänomens, dessen Enträthselung mir manches Kopfzerbrechen gekostet hat. Auch hier war, meines Wissens, wieder Leydig[1] der Erste, der eine Beschreibung und zutreffende Beobachtung brachte, sonst ist kaum von dem Gegenstande die Rede gewesen, abgesehen von einer Bemerkung Thompson-Lowne's, auf die ich alsbald zurückkomme. Die allgemeine Verbreitung der Erscheinung — sie wird an den meisten Facettenaugen beobachtet — die Einheit in der Mannigfaltigkeit ihrer zahlreichen Formen, wurde bisher freilich nicht hervorgehoben, und eine Erklärung kaum angestrebt.

Leydig sagt richtig, dass man bei Limulus einen dunklen, einer Pupille ähnlichen Fleck im Auge sieht, der sich aber von einer Wirbelthierpupille dadurch wesentlich unterscheidet, dass er mit dem Beschauer die Lage im Auge ändert. Er nennt ihn schon eine Pseudopupille. Auch hebt er hervor, dass man bei Schmetterlingen gelegentlich mehrere solche schwarze Flecken im Auge bemerken kann. Thompson Lowne[2] bemerkte bei einem Schmetterlinge (Cabbage Butterfly) sechs schwarze Flecken um einen siebenten centralen angeordnet, welche mit dem Beschauer den Ort ändern, und die, wenn er sie mit einem ophthalmoskopisch armirten Mikroskope betrachtete, hell erschienen. (Ich zweifle nicht, dass hier ein Irrthum vorliegt und nicht alle sieben, sondern nur der centrale Fleck hell erschienen war, d. h. dass das im vorstehenden Abschnitte behandelte Phänomen vorlag.) Als Erklärung denkt er an ein Diffractionsbild.

Ich habe im Vorstehenden schon wiederholt von der Pseudopupille zu sprechen gehabt, aber hauptsächlich insoferne sie oder ein centraler Kern in ihr leuchtete. Im Folgenden bitte ich den Leser, von dieser Erscheinungsweise der Pseudopupille, dem das Leuchten des Wirbelthierauges entspricht, abzusehen und sich vielmehr einen pupillenähnlichen schwarzen Fleck als solche vorzustellen.

Man kann als Regel aufstellen, dass jene zusammengesetzten Augen, die zwischen den vorderen Antheilen der Krystallkegel eine Licht reflectirende Substanz (Iristapetum) haben, Pseudopupillen zeigen. Als solche Substanz fungirt in der Regel ein gleich hinter der Cornea gelegenes Pigment, das die verschiedensten Farben und Helligkeiten besitzen kann. Je deutlicher eine Farbe vom Schwarz absticht, desto deutlicher ist auch die Pseudopupille; so sieht man sie auf rothem (Taf. VI, Fig. 65), blauem (Taf. VII, Fig. 71 und 76), gelbem (Taf. VI, Fig. 61), blaugrünem (Taf. VII

[1] Müller's Arch. f. Phys. 1855, S. 431.

[2] Transact. of the Linnean Soc. Zool. 1884, S. 407.

Fig. 66, 71, 75), lichtbraunem (Taf. VI, Fig. 64, Taf. VII, Fig. 68), braunem (Taf. VI, Fig. 62, 63, und Taf. VII, Fig. 69) und dunkelbraunem (Taf. VII, Fig. 73) Grunde, welcher Grund schliesslich so dunkel werden kann, dass man die Pseudopupille, wie bei vielen nichtleuchtenden Augen von Nachtschmetterlingen oder bei Hydrophilus piceus und Dyticus,[1] kaum mehr sieht, ähnlich wie man bei recht dunkler Iris auch in manchem Menschenauge die Pupille schwer unterscheiden kann. Bei jenen Insecten, es sind hauptsächlich Käfer, bei welchen auch die vordersten Pigmentlagen im Auge schon schwarz sind, sieht man gar keine Pseudopupille mehr. Krebse dieser Art sind mir nicht bekannt geworden.[2]

Alle Pseudopupillen haben die Eigenschaft, mit dem Beschauer den Ort zu ändern, indem sie im Allgemeinen da erscheinen, wo das Facettenauge von der Gesichtslinie des Beobachters senkrecht getroffen wird. Die sehr häufig und insbesondere an der Peripherie des Auges auftretende Abweichung von dieser Stelle ist oben schon ausführlich besprochen und für die leuchtende Pseudopupille erklärt worden.

Die Pseudopupille ist durchaus nicht immer kreisrund. Entsprechend der Abweichung der Corneaoberfläche von der Kugelgestalt nimmt auch sie häufig die Form eines Oval an, welches bei Insecten, deren Facetten sechseckig sind, bisweilen Neigung zeigt, in ein unregelmässiges Sechseck überzugehen, bei Krebsen, deren Facetten quadratisch sind, gewöhnlich, wenigstens bei mässiger Vergrösserung in deutliche Viereckform übergeht. (Taf. VI, Fig. 65, und Taf. VII, Fig. 69 und 73.) Auch unsere Flusskrebse zeigen die Pseudopupille. Peneus membranaceus, der, wie wir sahen, kein oder fast kein Pigment im Auge hat, zeigt in Folge seines Iristapetums doch in seinem, herrliche Farben spielenden Auge eine deutliche quadratische Pseudopupille, die durch die Kreuzung zweier dunkler meridionaler Streifen entsteht (Taf. VII, Fig. 75). Auch er hat, wie dieses Phänomen erwarten liess, quadratische Hornhautfacetten.

Die eigenthümliche Wölbungsart der Cornea bewirkt, dass manche Krabben, z. B. Carcinus maenas (Taf. VII, Fig. 68), nach einer Seite hin spitzzulaufende Pseudopupillen haben.

Ausser dieser Pseudopupille sieht man aber bei sehr vielen Thieren noch andere schwarze Flecke am Auge, die zwar nicht so dunkel, auch weniger scharf begrenzt als jener sind, aber doch viele Aehnlichkeit mit ihm haben, sich vor Allem auch wie die Pseudopupille am Auge verschieben, wenn sich die Stellung des Beobachters zu demselben ändert. Hat man einige Thiere, am besten Tagschmetterlinge, genau angesehen, so erkennt man bald, dass in der anscheinend unregelmässigen Gruppe

[1] Man muss in diesen Fällen kräftige Beleuchtung des Auges mit dem Augenspiegel vornehmen, dann überzeugt man sich auch an diesen dunkeln Augen von der Anwesenheit der Pseudopupille.

[2] Bei der Langusta und dem Hummer sind die Pseudopupillen aus anderen Ursachen nicht deutlich.

dunkler Flecke eine Gesetzmässigkeit herrscht. Um die eigentliche Pseudopupille liegt nämlich zunächst ein Kranz von sechs dunklen Flecken, die in ihrer Schärfe der Pseudopupille am nächsten stehen, weiter nach Aussen kommt ein zweiter Kranz noch schlechter ausgebildeter Flecken, deren zwölf zu sein scheinen. Bei gewissen Libellenlarven habe ich auch noch Flecken unterschieden, die einem dritten Kranze angehört haben. Alle zusammen bilden das Phänomen der Pseudopupillen. Es besteht aus der bisher allein besprochenen Hauptpupille, ferner aus (bei den Thieren mit sechseckigen Facetten) sechs Nebenpupillen erster Ordnung und wahrscheinlich zwölf Nebenpupillen zweiter Ordnung, endlich solchen dritter Ordnung, die sich alle über das Auge verschieben, wenn man es dreht.

Die meisten Augen zeigen das Phänomen nicht in dieser Vollständigkeit. Wie etwa das Phänomen des Regenbogens aus äusseren Gründen fast nie in seiner Totalität gesehen wird, so ist es auch mit dem der Pseudopupillen. Freilich ist mir die Theorie dieses letzteren, somit die Kenntniss alles dessen, was dazu gehört, nicht in jener Vollkommenheit bekannt, doch glaube ich das Gesagte vertreten zu können.

Am vollkommensten sah ich die Erscheinung bei reifen, im Wasser lebenden Larven von Agrion, deren Augen wie übersäet mit Punkten waren, an denen ich zuerst die geschilderte Anordnung und Zahlenvertheilung bemerkt habe. Dreht man das Auge so, dass die Hauptpupille gegen den Rand rückt, so verschwinden die Nebenpupillen auf der einen Seite, indem sie gleichsam über den Rand hinausrücken, während auf der entgegengesetzten Seite neue Nebenpupillen aufzutauchen Platz finden. So ist es bei jedem Thiere, das überhaupt Nebenpupillen hat. Der untere Augenantheil grosser Libellen (Taf. VII, Fig. 66) lässt das Phänomen auch noch in ziemlicher Vollkommenheit erkennen, wenn man die Hauptpupille an den richtigen Ort bringt. Man sieht dann die verzerrten, zum Theil miteinander verschmelzenden Nebenpupillen erster Ordnung, auf der einen Seite ziemlich vollkommen die Reihe der Nebenpupillen zweiter Ordnung, und sieht zeitweilig an einzelnen Randstellen auch noch die eine oder andere Nebenpupille dritter Ordnung auftauchen (bei *a*). Bei jeder Bewegung des Thieres oder des Beschauers geräth das ganze Bild in ein Fliessen, das dem Auge jenen räthselhaften Schimmer verleiht, der noch unverständlicher wird, wenn man die Hauptpupille gegen den oberen Antheil des Auges verschiebt, wo sie schliesslich halbmondförmig wird, und in die grosse schwarze Hauptpupille des oberen Augenantheiles übergeht, unter Wegfall aller Nebenpupillen.

Immer noch sehr schön, aber schon enger begrenzt tritt das Phänomen am Auge vieler Tagfalter auf, z. B. an dem des Rübenweisslings (Pieris rapae) Taf. VI, Fig. 61. Eine schöne Hauptpupille, sechs gut ausgebildete Nebenpupillen erster Ordnung und einige Andeutungen von jenen zweiter Ordnung sind bei einer gegebenen Stellung des Auges zu erkennen. Die letzteren treten auf einer Seite deutlicher hervor, wenn man die Haupt-

pupille nach der anderen Seite verschiebt. Ganz ähnlich verhalten sich Pupille und Nebenpupille beim Citronenfalter (Colias rhamni).

Auch Epinephele zeigt die Nebenpupillen bis zur zweiten Ordnung. Diese haben hier eine Neigung, miteinander und mit der Hauptpupille zusammenzufliessen, so dass das Auge ein eigenthümliches Aussehen erhält (Taf. VI, Fig. 64) und erst nach einigem Drehen und Wenden das Gesetzmässige der Anordnung erkennen lässt. Man darf nämlich bei Betrachtung dieser Abbildungen nicht vergessen, dass eine solche das Auge nur bei einer Stellung und von einem Gesichtspunkte aus darstellen kann. Bei kleinen Verschiebungen schon ändert sich Lage, Form und gegenseitige Entfernung der Pupillen.

In ähnlicher Ausdehnung, aber mit anderer Anordnung tritt das Phänomen beim Distelfalter (Vanessa cardui. Fig. 62) auf. Auch hier sind noch einzelne Nebenpupillen zweiter Ordnung andeutungsweise zu erkennen. Bei Melanargia, und noch mehr beim Taubenschwanz (Makroglossa stellatarum) hat das Phänomen grössere Dimensionen angenommen, so dass selbst die Nebenpupillen erster Ordnung nicht mehr ganz auf dem Auge Platz finden (Taf. VI, Fig. 63). Die Hauptpupille ist bei letzterem verhältnissmässig gross, es ist dieselbe, welche bei Untersuchung mit dem Augenspiegel so intensiv grün aufleuchtet. Würden, wie Thompson-Lowne angibt, die Nebenpupillen auch leuchten können — bei diesem Schmetterling wäre mir das sicher nicht entgangen.

Man denke sich diese Hauptpupille noch grösser und die Nebenpupillen über den Rand des Auges hinausgerückt, dann liegt das Bild vor, das, wie oben gesagt, die nicht leuchtenden Augen von Nachtschmetterlingen und manchen Käfern zeigen.

Die grossen Heuschrecken, z. B. Psophus stridulus, zeigen scharfe, aber kleine schwarze Pupillen ohne Nebenpupillen.

In allen diesen Fällen ist, wie die Abbildungen zeigen, der ringförmige Raum zwischen der Hauptpupille und den Nebenpupillen erster Ordnung von besonderer Helligkeit. Bei manchen Thieren, z. B. Hesperia coma, die ein dem Auge des Taubenschwanzes sehr ähnliches Auge hat, ist dieser lichte Hof um die Hauptpupille so ausgeprägt, dass man geneigt ist zu sagen, diese sei von einem sechsstrahligen, weisslichen Stern umgeben.

Ein auffallender Unterschied zwischen der Hauptpupille und den Nebenpupillen erster Ordnung einerseits, den Nebenpupillen zweiter und dritter Ordnung andererseits besteht darin, dass die Lage der ersteren nur von der Stellung des beobachtenden Auges, die Lage der letzteren aber ausserdem noch von der Richtung der Beleuchtung abhängig ist. Ich beobachtete das bei Pieris rapae. Benutzt man eine Kerzenflamme als Lichtquelle im sonst dunkeln Raume, überzeugt sich unter Benützung des Augenspiegels, dass man die Hauptpupille richtig erkannt hat (indem ihr Kern bei passender Belichtung roth leuchtet) und wendet das Auge so

dass wenigstens einige Nebenpupillen zweiter und dritter Ordnung sichtbar werden, so sieht man, wie sich diese im Kreisbogen um die Hauptpupille drehen, wenn man die Kerze auf und ab bewegt. An der Hauptpupille, sowie an den Nebenpupillen erster Ordnung habe ich nie auf diese Weise eine bemerkbare Bewegung hervorrufen können.

Es ist nothwendig bei diesen Beobachtungen eine Lupe zu benützen.

Die Hauptpupille steht also, wie gesagt, fest, insoferne als ihre Lage unabhängig von der Richtung der Beleuchtung ist. Anders aber ist es mit dem centralen leuchtenden Theile derselben. Diese, die „leuchtende Pseudopupille", erleidet wenigstens bei dem genannten Schmetterling — und bei anderen Tagschmetterlingen wird es sicher ebenso sein — kleine Ortsveränderungen im Inneren der schwarzen Pseudopupille, wenn die Richtung der Beleuchtung durch den Augenspiegel sich ändert. Ich habe das oben schon hervorgehoben und erklärt.

Aehnlich wie bei den Insecten, ist auch bei vielen Krebsen (z. B. Carcinus mänas, Taf. VII, Fig. 68) die dunkle Hauptpupille von einem auffallend hellen Hof umgeben.

Bei den Krebsen habe ich, so deutlich, wenn auch klein, die Hauptpupille ist, niemals unzweifelhafte Nebenpupillen gesehen, ausser beim Einsiedlerkrebs (Pagurus, siehe Fig. 71). Dieser Krebs hat wie die Insecten sechseckige Corneafacetten, und hat wohl auch sechs Nebenpupillen. Sie sind aber sehr undeutlich, nur unter den günstigsten Verhältnissen mit Sicherheit zu erkennen, und es gelang mir nicht, sie zu zählen. Man ist nie überzeugt, das ganze Phänomen zu übersehen. Wohl aber glaube ich noch Nebenpupillen zweiter Ordnung erkannt zu haben.

Bei den Krebsen mit quadratischen Corneafacetten, bei denen sich vier Nebenpupillen erster Ordnung erwarten lassen, habe ich niemals solche von ähnlicher Deutlichkeit wie bei Insecten gesehen. Vier dunkler gefärbte Stellen, wie man sie z. B. bei Galathea (Taf. VI, Fig. 65) sieht, oder die eigenthümliche Zeichnung bei Palaemon (Taf. VII, Fig. 69) und ähnliche Erscheinungen an Palinurus und Homarus halte ich für den Ausdruck von Reflexen, die an den in Reihen gestellten Corneafacetten, beziehungsweise den darunter liegenden Kegeln erfolgen; sie haben also einen anderen Ursprung als die Pseudopupillen. Am ersten könnten mit diesen noch die Arme des dunklen Kreuzes identificirt werden, das man am Auge von Peneus membranaceus (Taf. VII, Fig. 75) sieht.

Erklärung des Phänomens der Pseudopupillen.

Diese Erklärung ist nicht ganz einfach, auch nicht für jene Theile des Phänomens, für die ich sie überhaupt zu geben vermag. Ich werde mich nämlich darauf beschränken müssen, die optischen Grundlagen für

die Erscheinungsweise der Hauptpupille und der Nebenpupillen erster Ordnung klarzulegen. Die Nebenpupillen höherer Ordnungen sind so schwach entwickelt, dass sie einer eingehenderen physikalischen Untersuchung zu grosse Schwierigkeiten entgegensetzen. Ich musste hier also auf eine experimentelle Prüfung meiner Vermuthungen verzichten, glaube deshalb auch die Mittheilung dieser Vermuthungen unterlassen zu können, umsomehr, als der Weg, auf dem man die Deutung der Nebenpupillen zweiter und dritter Ordnung zu suchen hat, durch die Erklärung jener erster Ordnung schon in seiner Richtung bestimmt ist.

Die grosse Manigfaltigkeit, die wir in Form und Grösse des Phänomens kennen gelernt haben, und die auf den zahlreichen Variationen im Baue der Facettenaugen beruht, zwingt uns zunächst eine Erklärung des typischen Phänomens auf Grund eines typischen Auges zu suchen und die einzelnen Variationen dann an der Hand der zu Grunde liegenden anatomischen Verhältnisse besonders in Betracht zu ziehen. Wir setzen also im Folgenden ein vollkommen regelmässig gebautes (z. B. kugelig gekrümmtes, mit senkrecht aufsitzenden Krystallkegeln versehenes etc.) Insectenauge voraus.

Das Phänomen hat ein Centrum, um das es angeordnet ist. Dasselbe ist die Mitte der Hauptpupille, welche, wie oft erwähnt, dadurch charakterisirt ist, dass in ihr die Gesichtslinie des Beschauers das Facettenauge senkrecht trifft. Wir wollen diese Linie die Axe des Phänomens nennen. Dasselbe, soweit wir es zu erklären beabsichtigen, besteht dann aus der die Axe umgebenden Hauptpupille und sechs von der Axe gleichweit entfernten, im Sechseck gestellten Nebenpupillen.

Die Hauptpupille. Man sieht dieselbe, wie schon Leydig beobachtet hatte, sehr schön am Limulus, selbst an einem getrockneten Exemplare konnte ich sie noch erkennen. Nebenpupillen fehlen bei diesem Thiere, doch zum Studium der Hauptpupille eignet es sich besonders, nicht nur wegen der Grösse dieser — sie misst mehrere Millimeter im Durchmesser — sondern vor Allem wegen der Grösse der einzelnen Facettenglieder. Betrachtet man am lebenden Thier mit der Lupe die Grenze der Hauptpupille, so gewahrt man eine Lichtvertheilung an den einzelnen Facetten, die ich durch Taf. 1, Fig. 8, wiederzugeben versucht habe. *A* liegt noch im Bereiche der Pupille, *B* liegt schon ausserhalb derselben. Man hat sich diese Lichtvertheilung an den Facetten rund um die Pupille vorzustellen. Diese verdankt somit ihre Schwärze dem Umstande, dass in der Nähe der Axe des Phänomens aus den Facetten kein Licht in das Auge des Beobachters gelangt, und die Grenze der Pupille ist dadurch gegeben, dass aus Facetten, die von der Axe weiter entfernt sind, wohl Licht in der Richtung nach dem beobachtenden Auge herausdringt. Die Abbildung zeigt weiter jede dieser Facetten auf der der Axe abgewendeten Seite hell, und dass die mit der Entfernung von der Axe zunehmende Helligkeit der Augenoberfläche darauf beruht, dass in jeder einzelnen Facette die helle, fast halbmondförmige Zone an Breite und Intensität wächst.

Ich habe mich überzeugt, dass bei Thieren, welche Nebenpupillen haben, die Lichtvertheilung in und um die Hauptpupille dieselbe ist, wie hier bei Limulus. Libellen und der Rübenweissling, bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskope untersucht, dienten zu dieser Controle. Die Richtung der Beleuchtung kommt, wie aus dem Vorstehenden schon hervorgeht, hier in der Regel nicht in Betracht.

Die Ursache dieser Lichtvertheilung und somit der Entstehung der Hauptpupille geht aus Holzschnitt Fig. 23 hervor. Zum Verständnisse des-

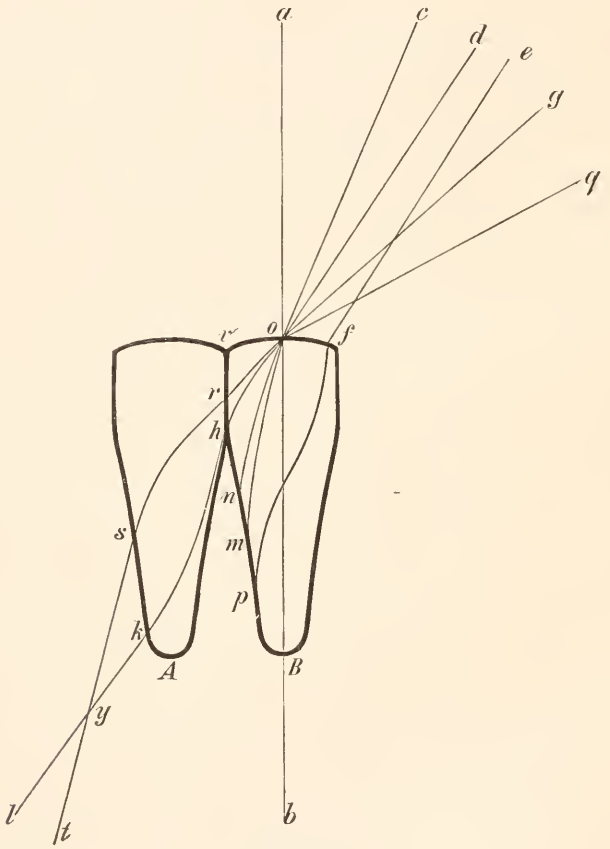


Fig. 23.

selben ist festzuhalten, dass das von einem Punkte ausgehende Licht die Oberfläche des Facettenauges nur an einer Stelle senkrecht trifft, und dass es auf die übrigen Corneafacetten unter um so grösserem Einfallswinkel auffällt, je weiter diese, bei gegebenem Krümmungshalbmesser des Auges, von der ersten Stelle entfernt sind.

Gestatten wir uns, der Bequemlichkeit der Darstellung wegen, das Auge des Beobachters als leuchtenden Punkt vorzustellen, und zu fragen, wohin die von diesem Punkte ausgehenden Strahlen im Facettenauge gelangen werden. Haben wir den Weg dieser Strahlen gefunden, dann

wissen wir auch, von welchen Punkten des Facettenauges aus Licht in das Auge des Beobachters gelangen kann. Haben wir ja doch den Satz von der Umkehrbarkeit des Strahlenganges schon wiederholt in Anwendung gebracht.

Es seien *A* und *B* (Fig. 23) zwei Facettenglieder, deren Form ich dem Lampyrisauge entnehme, ohne damit einen anderen Zweck zu verfolgen, als das mir bekannteste Auge den Betrachtungen zu Grunde zu legen. Bei den anderen Augen müssen die Verhältnisse in den wesentlichen Punkten dieselben sein. Befindet sich das leuchtende Auge des Beobachters in der Verlängerung von *b a*, also in der Axe des Phänomens, so dringt Licht durch das Facettenglied *B* und beleuchtet eine in der Axe gelegene Stelle der Retina. Ist diese Stelle nicht mit schwarzem Pigmente ausgekleidet, sondern vermag sie eine genügende Menge Licht zurückzuwerfen, so dringt dieses in der Richtung von *b a* in das Auge des Beobachters, und dieses sieht — wie das für Tagschmetterlinge, Libellen und manche Krebse oben beschrieben wurde — das Centrum der Hauptpupille leuchtend. Ist eine solche reflectirende Schichte nicht da, so kann aus dieser Facette kein Licht in das Auge des Beobachters zurückgelangen, es sieht das Centrum der Pseudopupille schwarz, wie das bei Käfern, Krebsen, deren Augen sich in Lichtstellung befinden, etc., besprochen wurde.

Fällt aber vom Auge des Beobachters ein Strahl etwa unter der Neigung von *c o* auf eine Facette — dieselbe stünde dann in einiger Entfernung von der Axe des Phänomens — so gelangt er, wie wir (S. 25) sahen, nach *m*, und wird, wenn sich daselbst schwarzes Pigment befindet, wie das bei fast allen Augen der Fall ist, absorbirt. Aus allen Facettengliedern also, deren Axen zu der Axe des Phänomens, eine gewisse Neigung haben, könnten in das Auge des Beobachters nur Strahlen gelangen, die von dem schwarzen Pigmente ausgegangen sind, d. h. es gelangen keine Strahlen in sein Auge; er sieht das schwarze Pigment, das die Krystallkegel umgibt, in Form eines schwarzen Ringes um die leuchtende Pupille (Fig. 72, Taf. VII), oder wenn an der Retina kein Licht reflectirt wurde, als äussere Zone des schwarzen Fleckes, der durch die erst besprochenen Strahlen bedingt ist. Beide zusammen bilden dann das, was wir die Pseudohauptpupille genannt haben. Dieser äussere, von dem Kegelpigment herrührende schwarze Ring ist deshalb immer vorhanden, es mag die Beleuchtung welche immer sein, denn das Pigment absorbirt eben immer alles Licht, das auf dasselbe fällt.

Ein Strahl, der, vom Auge des Beobachters kommend, unter einer noch grösseren Neigung ein Facettenglied trifft, z. B. *d o*, gelangt nach dem Punkte *n* in das daselbst liegende Pigment. Wir haben aber gesehen, dass bei vielen Facettenaugen vor dem schwarzen Irispigment ein lichteres, häufig schön gefärbtes Pigment, das Iristapetum, liegt, z. B. beim Rübenweissling ein gelbes *(T)* Fig. 34, Taf. IV). In das Auge des Beschauers gelangt also jetzt in diesem Falle reichlich gelbes Licht, und zwar nur solches, denn aus allen

Facettengliedern, welche die bestimmte Neigung gegen die Axe des Phänomens haben, dringt nach der Richtung des beobachtenden Auges eben nur dieses gelbe Licht. Hierdurch ist die äussere Grenze der Hauptpupille gegeben, und zugleich die Ursache des hellen Hofes, den man um dieselbe zu sehen pflegt (Taf. VI, Fig. 62, 64).

Auch die Lichtvertheilung an einer Corneafacette, die oben beschrieben und Taf. I, Fig. 8, abgebildet wurde, erklärt sich in dieser Weise sehr einfach, denn es ist klar, dass ein Lichtstrahl *e f*, der aus derselben Richtung wie *d o*, also auch aus dem beobachtenden Auge kommend, die Corneafacette bei *f* trifft, den Kegelrand erst etwa bei *p*, also im Bereiche des schwarzen Pigmentes erreichen muss. Die Corneafacette wird also auf der der Axe des Phänomens zugewendeten Seite noch schwarz erscheinen, während die andere Seite schon hell ist.

Diese Deutung der Hauptpupille bedarf noch einiger Ergänzungen. Nach ihr kann eine Pseudopupille überhaupt nur in jenen Augen sichtbar sein, in denen vor dem schwarzen Pigment, das wir Irispigment genannt haben, noch eine andere das Licht nicht oder doch nicht vollständig absorbirende Masse liegt. In dieser Beziehung stimmt meine Erfahrung vollkommen mit der Theorie. Es liegt ja eben hierin die Ursache, aus welcher man bei Schmetterlingen mit schwarzen Augen (zwar mit Hilfe des Augenspiegels eine leuchtende, aber ohne diesen) keine Pseudopupille sieht, ebenso bei den meisten Käfern. Viele freilich haben nicht vollkommen schwarze, sondern dunkelbraune Augen; das entsprechende Pigment hat dann auch die Lage wie das Iristapetum bei anderen Thieren (*c*, Taf. II, Fig. 15). Dann aber sieht man auch die Hauptpupille. Eine scheinbare Ausnahme macht Limulus, bei dem man gerade die Pupille auffallend schön sieht, obwohl er ausser dem schwarzen kein Pigment im Auge hat. Hier wird das vordere lichte Pigment, das Iristapetum, in ganz exquisiter Weise vertreten durch die stark reflectirenden Stellen der Corneasubstanz, die wir zwischen den einzelnen Kegeln kennen gelernt haben. Da liegen (s. *a* auf Taf. III, Fig. 20) zahlreiche feinste Porencanälchen, welche die Substanz von vorne nach hinten durchziehen und mit Luft gefüllt zu sein scheinen. Es ist klar, dass diese um die vorderen Antheile jedes Kegels (soferne er optisch als solcher wirkt) angeordnete modificirte Chitinsubstanz ihrer Lage, sowie dem Reflexionsvermögen nach das helle Pigment anderer Augen nicht nur ersetzen, sondern übertreffen kann.

Wenn der obere Theil des Libellenauges, auch wo er kein schwarzes Pigment enthält, doch eine grosse diffuse Pseudopupille zeigt, so rührt das daher, dass das betreffende braune Pigment eben doch recht dunkel ist. Es ist das Leuchten dieser Pseudopupille eben wegen dieses nicht ganz schwarzen Pigmentes auch ein ausgedehntes und diffuses. Im unteren Theile des Libellenauges ist die Pupille dunkelschwarz und scharf begrenzt, weil hier schwarzes Pigment vorhanden ist und die Kegel relativ länger und schmäler sind, wie im oberen Theile (s. oben Cap. VI und Fig. 59, Taf. VI.)

Ich habe im Vorstehenden nur von dem die Kegel umkleidenden Pigmente als Ursache der Hauptpupille gesprochen. Es ist aber kein Zweifel, dass bei jenen Thieren, deren bis an die Kegelspitzen reichende Sehstäbe mit Pigment umhüllt sind, dieses Retinapigment in derselben Weise wirken muss. Es bildet dann in Bezug auf die Pseudopupille eben nur eine Fortsetzung des Irispigmentes nach hinten.

Einer besonderen Bemerkung bedürfen noch die Augen mit Superpositionsbild und sehr ausgiebiger Verschiebung des Irispigmentes. Am besten erkennt man an jenen unserer Nachtschmetterlinge bei Tagstellung eine auffallend grosse, von einer bräunlichen Umgebung sich schwach abhebende Pseudopupille. Wo ist da das nothwendige vordere Pigmentlager?

Eine solche vordere differenzirte Pigmentlage ist in der That vorhanden, wenn sie sich auch am mikroskopischen Präparate nur wenig in der Färbung vom Irispigment unterscheidet. Man erkennt sie doch als unzweifelhaft dunkelbraun. Auch verhält sie sich physiologisch anders als das Irispigment. Dieses Pigment bildet eine dünne, dem Kegel sich eng anschmiegende Lage, welche schon in der Dunkelstellung von dem eigentlichen Irispigmente leicht zu unterscheiden ist und beim Uebergang in die Lichtstellung vielleicht nicht immer, aber jedenfalls bisweilen in seiner Lage am Kegel verharrt (vgl. die Abbildung vom rothen Ordensband, Taf. II, Fig. 15). Bei den Krebsen, deren Irispigment ausgiebige Verschiebungen eingeht, macht das Iristapetum, das Analogon der lichten Pigmentschichte der Insecten, dieselben mit (vgl. Taf. IV, Fig. 39, und Taf. V, Fig. 51 bis 54), ohne die Lage gegen dasselbe zu ändern; bei anderen Krebsen, deren Irisverschiebungen weniger ausgiebig sind, verharrt das analoge Pigment an seinem Platze (so z. B. bei Portunus, Taf. IV, Fig. 37, 38 *it.*).

Aber auch die Pupille bei Nachtschmetterlingen bedarf einer Bemerkung. Bei vielen dieser Thiere, sowie wohl bei den meisten Insecten und Krebsen, die ein Superpositionsbild haben, ist bei Lichtstellung des Auges die Mantelfläche des Krystallkegels ganz oder zum grossen Theile vom Irispigment entkleidet. Man könnte nun fragen, wie entsteht da eine Pseudopupille, wo die Strahlen *co*, *do* und *ef* des Holzschnittes Fig. 23 auf gar kein Pigment stossen? Die Antwort hierauf ergibt sich, wenn wir zunächst die regelrecht gebrochenen Strahlen ins Auge fassen. Bei diesen Thieren, deren Facettenglied einen Linsencylinder von der doppelten Länge seiner Brennweite darstellt, werden die gegen die Axe desselben mässig geneigten Strahlen noch an die Spitze des Kegels geleitet, wo sie auf derselben Seite der Axe austreten, auf der sie eingetreten sind. Es ist das oben ausführlich besprochen worden. Vgl. Strahl $p\ b'\ p'$ auf Holzschnitt Fig. 12, S. 44. Diese Strahlen aber gelangen dann auch noch an das nach rückwärts geschobene Irispigment, werden also absorbirt, so dass das ganze Gebiet dieser schief einfallenden Strahlen der Hauptpupille angehört, obwohl der

Verlauf derselben von dem bisher geschilderten recht verschieden ist. Der Beschauer sieht dann in der Pupille ein Schwarz, welches nicht den der Axe des Phänomens abgewendeten Seiten der Kegelmantelumhüllungen angehört, sondern den der Axe zugewendeten Seiten der Pigmentscheiden, die zwischen Kegel und Retina liegen. Strahlen aber, welche so verlaufen wie *co* oder *ef* des Holzschnittes Fig. 23 müssen, nachdem sie aus dem Kegel ausgetreten sind, doch früher oder später auf schwarzes Irispigment stossen, das jetzt aber weit rückwärts geschoben ist.

Je grösser also die Anzahl der Facettenglieder ist, welche zur Bilderzeugung eines Punktes bei voller Dunkelstellung des Auges verwendet wird, desto grösser muss ceteris paribus auch die Pseudopupille dieses Auges während der Lichtstellung sein. Und das dürfte mit der Erfahrung auch stimmen.

Die Nebenpupillen erster Ordnung. Zum Verständnisse dieses Theiles unseres Phänomens werden uns hauptsächlich zwei Beobachtungen führen.

Die erste besteht in Folgendem. Untersucht man das lebende Auge eines Thieres, das gut entwickelte Nebenpupillen hat (Rübenweissling; unterer Theil des Libellenauges), indem man die Corneafläche desselben bei auffallendem Lichte unter dem Mikroskope betrachtet, und eine Vergrösserung wählt, bei welcher die sechseckigen Facetten schon gut zu sehen sind, so bemerkt man, dass die Lage einer Nebenpupille gegen die Hauptpupille gegeben ist durch eine Gerade, die, vom Centrum der Hauptpupille ausgehend, je zwei Seiten der sechseckigen Facetten senkrecht schneidet. Denken wir uns nämlich eine ebene Fläche in regelmässige Sechsecke getheilt, so liegt auf der Hand, dass vom Mittelpunkt eines derselben sechs Linien (von denen je zwei in derselben Richtung liegen) zu ziehen sind, die alle Sechseckseiten, die sie schneiden, rechtwinkelig treffen. Das sind die Richtungen, nach welchen von der Hauptpupille aus die Nebenpupillen erster Ordnung zu finden sind.

Da das Auge gewölbt ist, auf einer kugelig gekrümmten Fläche aber eine vollkommen regelmässige Eintheilung in Sechsecke bei gegebener Grösse der letzteren im Allgemeinen nicht möglich ist, so weicht die Richtung correspondirender Sechseckseiten am Auge häufig recht beträchtlich von der an der supponirten ebenen Fläche ab. Das ist die Ursache, aus welcher die sechs Nebenpupillen erster Ordnung in der Regel von einer regelrechten Anordnung recht weit entfernt sind, also durchaus nicht in gleichen Abständen voneinander und vom Centrum der Hauptpupille stehen. Es zeigen das die Figuren auf Taf. VI zur Genüge.

Ich mache noch darauf aufmerksam, dass die genannten Linien auf der in Sechsecke getheilten Ebene kurze Durchmesser der Sechsecke bilden, während sie um 30 Grad gedreht, indem sie die gegenüberliegenden Ecken der Sechsecke miteinander verbinden, lange Durchmesser darstellen.

Wenn schon von vornherein kaum daran zu zweifeln war, dass die Sechszahl der Nebenpupillen erster Ordnung in einem ursächlichen Zusammenhang mit der Sechszahl der Facettenseiten steht, so wird diese Vermuthung durch diese weitere Beziehung der Lagen beider noch verstärkt.

Die zweite Beobachtung, die uns zum Verständniss der Nebenpupillen führen soll, bezieht sich auf eine recht überraschende dioptrische Erscheinung, von der ich im einschlägigen Abschnitte noch nicht sprach, weil sie zwar ihre Entstehung der Dioptrik des Auges verdankt, für das Sehen des Thieres aber bedeutungslos ist; ich meine die Erscheinung der Nebenbilder, wie ich sie nennen möchte.

Hat man das Auge von Lampyris spl. abgepinselt, und so unter das Mikroskop gebracht, wie man es thun muss, um den Verhältnissen im Leben möglichst nahe zu kommen („correct montirt") und das normale Netzhautbild zu sehen, so gewahrt man unter günstigen Verhältnissen um dasselbe herum sechs weitere aufrechte Bildchen von wesentlich gleicher Art wie das Hauptbild, nur nennenswerth weniger scharf. Wie beim Hauptbilde kann man auch hier, unter Benützung eines Punktes als Gegenstand, die Strahlen nach dem betreffenden Bildpunkt convergiren sehen, und zwar ist es sehr evident, wie — geschieden durch sechs radiare Trennungslinien — die Strahlen eines Sectors nach je einem Bildpunkte convergiren, also Strahlen, welche aus den Trennungslinien nahe gelegenen Kegeln austreten, untereinander divergiren. Die Nebenbilder sind ebenso angeordnet wie an anderen Augen die Pseudopupillen erster Ordnung, verhalten sich insoferne ihnen ähnlich, als man gewöhnlich nicht gleichzeitig alle sechs übersieht, ihre Abstände voneinander und vom Hauptbild kleinen Variationen unterliegen, und indem die Lage derselben gegen das Hauptbild wieder gegeben ist durch die sechs Linien, die vom Centrum des ersteren ausgehend gedacht werden, und die Seiten der Sechsecke senkrecht schneiden.[1]

Die Nebenbilder sind immerhin noch deutlich genug, um die Finger einer nahe gehaltenen Hand, besonders wenn sie bewegt wird, unterscheiden zu lassen. Sie liegen in einer etwas anderen Ebene als das Hauptbild, haben aber näherungsweise dieselbe Grösse. Ich sah sie nicht nur bei Lampyris und jenen seiner Verwandten, deren Krystallkegel auch mit der Cornea verwachsen sind, sondern auch bei Tropinota hirtella und dessen Verwandten. Ich habe oben hervorgehoben (S. 80), dass bei diesen

[1] Beim Lampyrisauge kann man in der oben geschilderten Anordnung die sechseckigen Facetten nicht sehen; um mich über die Lage der Nebenbilder zu den Seehseckseiten zu orientiren, benutzte ich den Kunstgriff, das Präparat wie es war umzudrehen. Man sieht, wie oben S. 39 geschildert wurde, auch dann in der Ebene der Netzhaut ein Bildchen, und sieht nun auch die Nebenbilder. Jetzt aber kann man durch Hebung des Mikroskoptubus auch die sechseckigen Facetten zur Anschauung bringen und sich über die gegenseitige Lage unterrichten.

Thieren der Hauptantheil der dioptrischen Leistung des Facettengliedes der dicken Corneafacette zufällt, und man deshalb bei ihnen, auch wenn die unscheinbaren Krystallkegel mit dem Pigmente weggepinselt worden sind, noch ein allerdings schlechtes aufrechtes Netzhautbild sieht, dessen Zustandekommen dem bei Lampyris ganz ähnlich ist. Diese Thiere zeigten mir nun auch Nebenbilder, immer natürlich erst nach Abpinselung des Pigmentes. Die Anordnung entsprach der bei Lampyris.

Diese Nebenbilder nun geben ein Mittel an die Hand, den Strahlengang im Auge zu verfolgen, und dadurch einen Rückschluss auf die Nebenpupillen zu machen.

Hat man bei Lampyris ein Nebenbild unter dem Mikroskope eingestellt und als Object einen Lichtpunkt verwendet, so gewahrt man bei Annäherung des Tubus an das Object, ganz ähnlich wie beim Hauptbilde, dass die Strahlenbündel — die freilich lange nicht so scharf begrenzt, sondern stark verzerrt sind — auseinanderweichen und jedes derselben in das Bild eines schief gesehenen Krystallkegels übergeht, wenn man den Focus des Mikroskopes bis an den dioptrischen Apparat herangeschoben hat. Es erscheint eine rundlich begrenzte Gruppe von Kegeln, ungefähr von derselben Anzahl wie jene in der Verkürzung gesehenen des Hauptbildes, hell erleuchtet. Hier überzeugt man sich nun, dass alles Licht, das das Nebenbild zusammensetzt, aus der Mantelfläche der Kegel austritt. Diese Mantelfläche ist aber im Leben vom Irispigment überkleidet, absorbirt[1] also das ganze Nebenbild. Deshalb ist dieses für das Sehen des Thieres bedeutungslos.

Kehren wir aber jetzt wieder zu unserer Vorstellung zurück, nach welcher das Auge des Beobachters leuchtet, so ist klar, dass die von diesem ausgehenden Strahlen an jenen sechs Gruppen von Krystallkegeln, und zwar an der der Axe des Pupillenphänomens abgewendeten Seite derselben durch das Irispigment absorbirt werden müssen, während wir vorläufig keinen Anhaltspunkt dafür haben, eine ähnliche Absorption für die Zwischenräume zwischen jenen sechs Gruppen anzunehmen. Der Beobachter sieht also jedenfalls ausser der Hauptpupille auch jene sechs Stellen am Auge schwarz: die sechs Nebenpupillen erster Ordnung.

Also die Existenz der Nebenpupillen folgt nothwendig aus der Existenz der Nebenbilder, und die physikalische Erklärung der ersteren fällt mit der der letzteren zusammen. Wir haben uns demnach zu fragen, wie kommen die Nebenbilder zu Stande?

Denken wir uns das kugelig gewölbte Auge von parallelen, z. B. im Raume senkrecht verlaufenden Strahlen getroffen. Es ist dann jener Strahl, der dessen Oberfläche senkrecht schneidet, die Axe des Phänomens. In der Nachbarschaft dieser Axenfacette schliessen die einfallenden Strahlen

[1] Oder dasselbe liegt bei Lichtstellung tiefer unten und fängt demnach das austretende Licht auch, nur etwas später, auf. Bei Tropinota tritt das Licht durch die seitlichen Theile der hinteren Corneafläche aus.

Winkel mit den Facettenaxen ein, die um so grösser werden, je weiter die Facette von der Axenfacette entfernt ist. Die so in das Auge tretenden Strahlen *c o m* der Fig. 23, S. 168, werden erst vom Irispigment absorbirt, dann (*d o n*) vom lichten Pigmente reflectirt (theilweise auch absorbirt) und veranlassen so, wie wir sahen, das Phänomen der Hauptpupille und des sie umgebenden hellen Hofes. In noch grösserer Entfernung von der Axenfacette ist der einfallende Strahl noch stärker geneigt *(g o)*, und dringt deshalb auch nicht mehr in das lichte Pigment des Auges, sondern passirt die Trennungsfläche zweier Corneafacetten, bei *h*, gelangt so in den benachbarten Krystallkegel und nimmt daselbst einen Weg, den wir nach unserer Kenntniss vom optischen Bau desselben zwar nicht genau, wohl aber näherungsweise angeben können; er dürfte *o h k l* sein. Bei *k* sehen wir diese Strahlen aus den Kegeln austreten, wenn wir nach Beobachtung der Nebenbilder den Tubus so weit verschieben, dass die Krystallkegel sichtbar werden. Bedenkt man, dass bei *k* Irispigment liegt, so ist klar, dass die Facetten der betreffenden Antheile des Auges für den Beschauer schwarz erscheinen müssen. Man könnte also einen schwarzen Ring erwarten, da eine ringförmige Zone Facettenglieder die supponirte Neigung gegen die Axe des Phänomens hat. In der That sieht man bei gewissen Thieren unzweifelhafte Andeutungen dieses Ringes, z. B. bei Epinephele (s. Taf. VI, Fig. 64). In der Regel aber hat dieser Ring nicht nur wie bei diesem Thiere die Neigung, in sechs Stücke zu zerfallen, sondern er besteht wirklich aus sechs Stücken, den Pseudopupillen, beziehungsweise den Nebenbildern. Diese Zerfällung geschieht augenscheinlich durch die Corneafacetten.

Ein Umstand, der hierzu beiträgt, ist leicht zu nennen. Wir sahen, dass die Richtungslinie für die Pseudopupille jede sechseckige Facette in einem kurzen Durchmesser schneidet. Stellt also *v f* (Holzschnitt Fig. 23) einen Durchschnitt durch die Corneaoberfläche dar, welcher im kurzen Durchmesser geführt wurde, so müsste die Distanz *v f* grösser sein, wenn der Schnitt durch den langen Durchmesser ginge. Dann aber würde der gebrochene Strahl *o h* noch nicht in den Nachbarkegel gelangen, sondern er müsste (ähnlich wie *o n*) das lichte Pigment zwischen den Kegeln treffen. So erklärt sich, weshalb der lichte Hof um die Hauptpupille in den sechs Meridianen, welche die Facettenflächen senkrecht treffen, schmäler ist als in den um 30 Grad dagegen verschobenen Meridianen, weshalb er also, einen sechsstrahligen Stern bildend, die centrale Begrenzung der Pseudopupillen erster Ordnung herstellt.

Das ist die Ursache, aus welcher die Strahlen, welche die Trennungsfläche zweier Corneafacetten passiren, ein Phänomen erzeugen müssen, das in seiner kreisförmigen Anordnung sechsmal seinen Charakter ändert, in der Weise, dass die Grenze zum mindesten vom Centrum weggeschoben wird.

Aber auch eine periphere Grenze muss das Phänomen haben, die ebenso leicht zu erklären ist. Die Nebenbilder zeigen, wie gesagt, dass

Strahlen, wie *g o*, bei *k* die Mantelfläche des Kegels verlassen. Ein noch geneigter auf die erste Facette auffallender Strahl *q o* wird etwa so gebrochen werden, wie es der Weg *o r s t* angibt; bei *s* aber liegt wieder das lichte Pigment. Das Auge des Beschauers also sieht peripher von der schwarzen Stelle (der Pseudopupille erster Ordnung) wieder das lichte Pigment, sowie es dasselbe central von dieser Stelle sieht. Dieses aber ist nun die äussere Begrenzung der Pseudopupille.

So weit wir die Sache bisher betrachtet, könnte man erwarten, die Gestalt der Pseudopupille, beziehungsweise der Nebenbilder, müsste ein mit sechs Wellenbergen versehenes Band sein, das die Hauptpupille kranzförmig umgibt. Jeder nach Aussen gerichtete Wellenberg entspräche der grösseren Breite, in welcher die Facetten vom Lichtstrahl durchsetzt werden müssen. Dass nun das Phänomen kein fortlaufendes Band ist, dieses vielmehr thatsächlich in sechs Stücke zerrissen wird, beruht nun darauf, dass die Lichtstrahlen, indem sie die Trennungsflächen zweier Hornhautfacetten durchsetzen (bei *r* oder *h* der Fig. 23), eine seitliche Ablenkung erfahren, wenn diese Trennungsflächen nicht in einem der sechs bevorzugten Meridiane liegen.

Das sowohl, wie die Entstehung der Nebenbilder überhaupt, geht aus folgender Betrachtung hervor. Wir denken uns durch die Axe des Phänomens und eine jener Linien, welche die Facettenseiten senkrecht schneidet, eine Ebene gelegt, die somit, unserer obigen Voraussetzung entsprechend, im Raume senkrecht steht und Meridianebene heissen soll. Die ebenfalls vertical einfallenden Lichtstrahlen, so weit sie jener Zone des Auges angehören, in der sie die Trennungsfläche zweier Corneafacetten passiren, convergiren nach der Brechung untereinander, und zwar näherungsweise nach einem in der Meridianebene gelegenen Punkte. Im ganzen Auge sind das also die sechs Convergenzpunkte, die Nebenbilder. Die Convergenz kommt für jene Strahlen, die in der Meridianebene verlaufen, dadurch zu Stande, dass sie sämmtlich Theile des dioptrischen Apparates passiren, die im Wesentlichen Linsencylinder sind. Diese werden schief durchsetzt, und nach Allem, was wir vom Linsencylinder wissen, dürfte der im Holzschnitt Fig. 23 *g o h k l* und *q o r s t* angegebene Weg ziemlich richtig sein. Denn die Richtung der austretenden Strahlen ist Gegenstand der Beobachtung, wenn ich auch nicht über genauere Messungen verfüge. Die Zeichnung zeigt, dass, wie das bei jedem regelmässigen Durchtritt des Lichtes durch einen Linsencylinder geschehen muss, die in das Facettenglied eintretenden Strahlen im Bogen abgelenkt werden. In Bezug auf den Verlauf nach dem Austritte spielt freilich auch die Form des Kegels und die Eintrittstelle des Strahles eine Rolle. Die austretenden Strahlen kreuzen sich, wie das die directe Beobachtung lehrt.

Die Strahlen *st* und *kl*, welche verschiedenen in der Meridianebene gelegenen Facettengliedern angehören, convergiren also hinter dem dioptrischen Apparate und geben dadurch die Möglichkeit zur Entstehung des

Nebenbildes. Es ist dazu aber weiter nöthig, dass auch Strahlen, welche die ausserhalb der Meridianebene gelegenen Facetten treffen, zur Meridianebene hin abgelenkt werden.

Trägt man sich in möglichst regelmässiger Anordnung Sechsecke auf eine Kugelfläche auf, so gewahrt man — wie am Insectenauge — dass in einiger Entfernung von jener Linie, in der die Meridianebene die Augenoberfläche schneidet, die Sechsecke nicht mehr ihre Seiten, sondern ihre Ecken der Axenfacette zukehren, wie das natürlich auch in der Ebene der Fall ist. Jede der Seiten des Sechseckes ist aber nur das freie Ende jener Trennungsfläche zwischen zwei Hornhautfacetten, in der die Punkte *h* und *r* der Fig. 23 liegen. Denkt man sich auf einer dieser Trennungsflächen ein Loth errichtet, so fällt dasselbe in die Meridianebene, wenn die Facette dem Meridian angehört, liegt sie aber ausserhalb derselben, so ist das Loth gegen die Meridianebene geneigt. Denken wir uns den Fusspunkt desselben von einem senkrechten Lichtstrahl getroffen, so muss derselbe, er mag was immer für eine Brechung an der Trennungsfläche erfahren, in der Ebene bleiben, welche durch den Strahl und das Loth gegeben ist. Diese senkrechte Ebene schneidet aber die Meridianebene. Er wird demnach dieser zugeführt, da im Uebrigen seine Brechung im Kegel der jener Strahlen ähnlich ist, welche in der Meridianebene selbst einfallen. Es wäre demnach ganz wohl denkbar, dass die beiden oberen Trennungsflächen einer Corneafacette das durch sie dringende Licht so trennen, dass der eine Theil dem einen Nebenbilde zugeführt wird, der andere dem anderen Nebenbilde. Bei den Thieren, die ich untersuchte, trifft das aber nicht zu, da ist immer zwischen zwei Kegelgruppen, die sich an der Erzeugung von Nebenbildern betheiligen, eine Strecke, deren Kegeln gar kein Licht so austreten lassen, dass es in das Mikroskop gelangt. Hier tritt alles Licht, das man den dioptrischen Apparat passiren sieht, zwischen den Basen der Kegeln hervor, da also wo sonst das Iristapetum liegt. Wir haben ja schon einsehen gelernt, dass der Zwischenraum zwischen den Pseudopupillen deshalb von der Farbe dieses Pigmentes ist.

Dass jene Ablenkung, welche die Strahlen an den Trennungsflächen zweier Corneafacetten erleiden, um so grösser sein muss, je weiter innerhalb gewisser Grenzen die Facette von der Meridianebene entfernt ist, dass sie auch innerhalb des Meridians mit der Entfernung von der Axe des Phänomens wächst, geht aus dem Dargelegten wohl hervor; dass die Nebenbilder nicht deutlicher sind, wird wohl auch Niemanden Wunder nehmen; eher dass sie so deutlich sind, wie man sie thatsächlich sieht. Mit dieser Erklärung der Nebenbilder ist aber auch die Erklärung der Nebenpupillen erster Ordnung erledigt, denn wir brauchen uns eben wieder nur die Richtung des Strahles umgekehrt zu denken und zu erwägen, dass die Strahlen, welche die Nebenbilder zusammensetzen, sämmtlich an der im Leben pigmentirten Mantelfläche des Kegels austreten, so leuchtet ein,

dass sechs getrennte schwarze Flecke um die centrale Hauptpupille gesehen werden müssen.

Eine eingehendere Theorie des Phänomens zu geben bin ich nicht in der Lage. Ich weiss wohl, dass das hier Vorgelegte in vieler Beziehung mangelhaft ist, ich habe z. B. auf die Wölbungen der Corneafacetten keine Rücksicht genommen, doch dürfte der richtige Weg zur Erklärung des complicirten Phänomens eingeschlagen sein.

Die dargelegte Theorie der Nebenpupillen postulirt, dass kein Thier solche zeigt, bei welchem sich zwischen den Corneafacetten undurchsichtiges Pigment befindet (Taf. VI, Fig. 60). In der That habe ich niemals bei einem solchen Insect Nebenpupillen gesehen. Dasselbe gilt natürlich für die Nebenbilder. Das Leuchtkäferchen, die Verwandten der Cetonia, zeigen Nebenbilder, aber keine Nebenpupillen. Letzteres aus demselben Grunde, aus dem sie keine Hauptpupille zeigen. Hauptpupille und Nebenpupille sind da, aber von ihren Zwischenräumen nicht zu unterscheiden, weil diese Thiere eben nur schwarzes Pigment im Auge haben. Aus derselben Ursache kann auch ein anderer Effect eintreten. Ich habe hin und her gesonnen, weshalb wohl die grossen grünen Heuschrecken (Locusta viridissima) keine Nebenpupillen zeigen, obwohl sie so hellgefärbte Augen haben. Die mikroskopischen Schnitte belehrten mich, dass bei diesen Thieren das lichte Pigment fast bis an die Spitze des Krystallkegels reicht. Unter diesen Umständen kann sich natürlich auch die Pseudopupille von der Umgebung nicht abheben, obwohl sie virtuell vorhanden ist. Diese Pigmentvertheilung ist zugleich die Ursache, aus welcher die Hauptpupille dieser Thiere so ausserordentlich klein ist. Wie leicht einzusehen, muss diese cet. par. um so grösser sein, je höher das Irispigment am Kegel hinaufreicht, beziehungsweise je weniger tief das Iristapetum herabreicht.

Es ist selbstverständlich, dass Alles, was ich von der gegenseitigen Verschiebung des Cornealreflexes zur leuchtenden Pseudopupille gesagt habe, Giltigkeit hat für das ganze Phänomen der Pseudopupillen.

X. CAPITEL.

Das Sehen mit den Facettenaugen.

a) Schärfe des Netzhautbildes.

Eine Angabe über die Schärfe des dioptrischen Netzhautbildes bin ich mit Sicherheit nur für Lampyris zu geben in der Lage. Sie ist in der Photographie des Titelbildes enthalten, und zeigt, dass dieses Thier, soferne es sich um das Netzhautbild handelte, noch im Stande wäre, Schilderschrift in der Entfernung von einigen Metern zu lesen. Die Dicke der Hauptstriche des an der Fensterscheibe angebrachten *R* betrug 4·9 Centimeter, die Entfernung desselben vom Auge 2·25 Meter. Das „*R*" ist, obwohl die Photographie und die weitere Vervielfältigung desselben gewiss das Bild nicht gebessert, sondern nur geschädigt haben kann, noch erkenntlich. In der Ausdrucksweise der Ophthalmologen entspräche also das Netzhautbild von Lampyris einer Sehschärfe von $\frac{6}{400}$ bis $\frac{6}{500}$ Snellen.

Der senkrechte Stab des „*R*" war 4·9 Centimeter breit. Ein Gitter aus so dicken Stäben würde also das Leuchtkäferchen aus einer Entfernung von 225 Centimeter noch als Gitter erkennen. Ein Netzhautbild von derselben Grösse würde es auch erhalten, wenn Gitter und Entfernung sich proportional verkleinern würden. Es unterscheidet also auf die Distanz von 1 Centimeter noch die Stäbe des Gitters, wenn diese nur 0·22 Millimeter breit sind. Wie man sieht, eine Leistung des Auges, die nicht gering genannt werden kann, und dem Thiere beim Aufsuchen von Nahrung u. dgl. sehr wohl dienen dürfte.

Nach dem Baue der Augen ist kaum daran zu zweifeln, dass andere Insecten und Krebse mit Superpositionsbild sehr viel schärfere Netzhautbilder haben; schon ihre Grösse deutet in hohem Masse darauf hin. Ich glaube, es würde mit einiger Mühe gelingen, diese Netzhautbilder entweder auch direct sichtbar zu machen, wie ich es bei Lampyris und dessen Verwandten gethan habe, oder auf Grund des Augenspiegelbefundes ein Mass für die Schärfe derselben zu gewinnen.

Aehnliches gilt von den Appositionsbildern. So könnte man z. B. für Limulus aus den oben mitgetheilten Daten die Sehschärfe theoretisch ermitteln.

wenn der Durchmesser der einzelnen Retinula am lebenden Thiere (oder an Schnitten durch das gefrorene Auge) ermittelt würde.

Man kann die Frage aufwerfen, ob die Schärfe des Netzhautbildes auch wirklich ein Maass für die Sehschärfe abgibt. Es wäre ja möglich, dass die Netzhaut so unvollkommen ist, dass sie die im Bilde enthaltenen Details nicht wahrzunehmen gestattete. Ich glaube nicht, dass irgend Jemand ernstlich das Zutreffen einer solchen Möglichkeit in ausgiebigem Masse annehmen würde. Denn erstens entspricht die Anzahl der Netzhautelemente, die so gross ist, wie die Anzahl der Facettenglieder (wenn wir mit Grenacher ein Rhabdom als eine physiologische Einheit auffassen), durchaus der Schärfe des Bildes, zweitens wäre es doch wohl absurd, zu denken, die Natur habe einen so complicirten dioptrischen Apparat zur Herstellung eines Bildes construirt und dem Thiere keine Netzhaut gegeben, dieses Bild zu verwerthen. Freilich, dass das Bild in seiner vollen Schärfe percipirt wird, kann auch nicht behauptet werden; ich werde selbst sofort einen Umstand anzuführen haben, der dies zweifelhaft erscheinen lässt.

b) Verzerrungen am Netzhautbild.

Eine besondere Beachtung verdient der Umstand, dass das Netzhautbild des facettirten Auges häufig, ja vielleicht in der Mehrzahl der Species der Projection des Objectes nicht geometrisch ähnlich ist. Wir sind das beim Wirbelthierauge nicht oder doch nur in sehr geringem Grade zu finden gewohnt. Beim Facettenauge aber haben wir Einrichtungen kennen gelernt, welche eine solche Verzerrung des Netzhautbildes zu Gunsten einer Erweiterung des Sehfeldes bewirken. Es sind das die Schiefstellungen der Kegel am Rande des Auges. Ausserdem aber lernten wir vielfach sehr beträchtliche Abweichungen der Cornea von der Kugelgestalt kennen, sehr nennenswerthe Differenzen der Krümmungshalbmesser in den verschiedenen Meridianen, welche dann natürlich auch eine Verzerrung der Pseudopupille bewirken (Libellen, Carcinus). Das Maximum solcher Abweichung zeigte uns Squilla, von deren Consequenzen oben schon die Rede war.[1]

Sei es also, dass die Corneaoberfläche nicht eine Kugelschale um die kugelig gekrümmte Netzhaut bildet, sei es, dass bei kugeliger Krümmung der Cornea die Axen der Facettenglieder nicht radiär gestellt sind, immer muss eine Verzerrung des Netzhautbildes entstehen, durch welche es seine geometrische Aehnlichkeit mit dem Sehfelde verliert.

So muss z. B. die stärkere Krümmung des Auges an seiner Peripherie bewirken, dass ein Quadrat, dessen eine Seite horizontal steht und das in

[1] Schon J. Müller hat die Abweichung des Auges von der Kugelgestalt bemerkt und besprochen (zur vergl. Physiologie des Gesichtssinnes, S. 379), hebt aber nun hervor, dass die Deutlichkeit des Netzhautbildes in Folge dessen an verschiedenen Stellen eine ungleiche sein müsse.

einer kugeligen Fläche um das Auge bewegt wird, ein Netzhautbild entwirft, das, wenn das Quadrat nach oben oder unten verschoben ist, die Form eines Rechteckes hat, dessen horizontale Seite länger ist; befindet sich das Quadrat aber rechts oder links, so bildet das Netzhautbild ein Rechteck, dessen verticale Seite die längere ist. In den Zwischenstellungen bildet es Rhomben. Kurz, das Netzhautbild eines solchen Auges wird an seinem Rande Verzerrungen zeigen, die dadurch zu Stande kommen, dass die Dimensionen desselben in radiärer Richtung (wobei die Mitte des Sehfeldes Centrum ist) verkürzt sind.

Analoges muss sich auch im Centrum des Netzhautbildes finden, wenn der Krümmungshalbmesser desselben in verschiedenen Meridianen verschieden ist. Ist er z. B. im verticalen kürzer, so wird auch das in der Mitte des Sehfeldes stehende Quadrat als Rechteck abgebildet, dessen horizontale Seite die längere ist.

Es frägt sich nun, ob diese geometrische Unähnlichkeit des Netzhautbildes mit dem Sehfeld nicht etwa das Sehen schwer schädigt.

Vom physiologischen Standpunkte aus ist eine solche Schädigung nicht zu erwarten. Erkennen doch auch wir die Grösse eines Objectes ziemlich gut, ob das Object nahe oder ob es ferne, d. h. ob sein Netzhautbild gross oder ob es klein ist. Der Mensch, wenn er es nicht in der Schule gelernt hat, weiss nichts davon, dass er ein Netzhautbild besitzt und wie es gestaltet ist, der Arthropode noch viel weniger. Der Werth aller Sinnesorgane bei der Wahrnehmung der Aussenwelt beruht vielmehr darauf, dass unter gleichen äusseren Bedingungen gleiche Nervenerregungen zum Centralorgan gelangen. Aus der Differenz der Nachrichten, die dahin gelangen — unter sonst gleichbleibendem Zustand des Thieres und seiner Organe — wird eine Differenz der Verhältnisse in der Aussenwelt erkannt. Nun ist das Netzhautbild bei einem gegebenen Auge, z. B. am Rande immer in der bestimmten Weise verzerrt. Es hat das betreffende Insect einen Vogel, der am Rande seines Sehfeldes vorbeifliegt, immer mittelst eines langgestreckten Netzhautbildes gesehen, und wenn nun wieder ein solches langgestrecktes Netzhautbild in demselben Theile des Sehfeldes auftritt, so wird es, vom Netzhautbild nichts wissend, den Vogel erkennen und sich zu verbergen trachten.

Es kann natürlich keine Rede davon sein, dass dieses Individuum das Netzhautbild zu deuten gelernt hat, wohl aber ist der ganze centrale Mechanismus von Instincten etc. auf Grund dieses so und nicht anders geformten Netzhautbildes im Laufe der Generationen ausgebildet worden.

Ein in der angeführten Art verzerrtes Netzhautbild ist also durchaus nicht als schlechter betreffs der Erhaltung des Individuums zu betrachten, es wird vielmehr gewöhnlich gerade wegen seiner Brauchbarkeit diese Form erhalten haben. Wenn auch am Rande weniger Details im Netzhautbilde enthalten sind, so kann die Erweiterung des Sehfeldes doch einen grösseren Werth für das Thier haben; denn wenn es Details an einem

Objecte beobachten will, so kann es ja das Centrum des Auges nach demselben richten. Machen wir es doch auch so. Unser Netzhautcentrum dient uns zur genauen Beobachtung: wir richten unseren Blick nach Objecten, die wir bis dahin in den seitlichen Theilen des Sehfeldes hatten und die unser Interesse erweckt haben.

c) Das Sehen von Bewegungen.

Ich habe im Vorstehenden mit Absicht nur von der Schärfe und der Verzerrung des Netzhautbildes gesprochen, denn so wenig die Thiere die Verzerrung des Netzhautbildes als Verzerrung der Objecte sehen, so wenig ist von vornherein die Schärfe des Netzhautbildes als directer Ausdruck für die Schärfe des Sehens zu betrachten. Es ist unmöglich, dass die Thiere Einzelnheiten sehen, die nicht im Netzhautbild enthalten sind, es ist aber, wie schon bemerkt, wohl möglich, dass sie solche nicht sehen, obwohl sie im Netzhautbilde enthalten sind. Hier kommt es auch auf die Leistungsfähigkeit der Netzhaut an, sowie auf die ganze Art ihrer Function.

Die Netzhaut des Facettenauges ist im Allgemeinen absolut dicker als die des Wirbelthierauges, eine Differenz, welche mit Rücksicht auf die kleinen Dimensionen des dioptrischen Apparates eine ungeheure wird. Würden wir uns vorstellen, dass nur eine dünne Schichte dieser Netzhaut lichtempfindlich ist, so könnte das Bild in seiner vollen Schärfe percipirt werden. Eine dünne Schichte, der man eine solche Function zuschreiben könnte, ist aber nirgends zu finden, und es geschieht gewiss mit Recht, dass wir die Sehstäbe, beziehungsweise die Rhabdome für dieselbe in Anspruch nehmen. Die Schichte der Sehstäbe ist aber eben recht dick, und ist bei vielen Augen immer, bei anderen in der Dunkelstellung des Netzhautpigmentes, noch bei anderen allerdings wohl gar nicht oder nur in geringem Grade (Tagschmetterlinge) für solches Licht durchgängig, das nicht genau in der Richtung der Axe des Facettengliedes eindringt. Dadurch aber kann es geschehen, ja es ist nicht einzusehen wie es nicht geschehen sollte, dass das von einem hellen Punkt ausgehende Licht nicht nur einen Sehstab, sondern, allerdings in geringerem Grade, auch noch die benachbarten reizt. Ein Blick auf Holzschnitt Fig. 11, S. 40, macht es klar, dass, wenn der Bildpunkt *B* z. B. auf dem vorderen Ende eines Sehstabes vom Lampyrisauge liegt, die nach rückwärts divergirenden Strahlen auch noch in Nachbarstäbe eindringen müssen. Die oben geschilderte Art, wie die Rhabdome das gefangene Licht festhalten, wird diese Diffusion des Lichtes in der Netzhaut gewiss sehr beschränken, aber gänzlich wegzuschaffen vermag sie sie wohl nicht. Es wird deshalb ein heller Punkt, wenn sein mikroskopisch beobachtetes Netzhautbild auch scharf wäre, immer noch in der Empfindung als mit einem Hofe umgeben erscheinen, der an Intensität nach Aussen rasch abfällt. Würde der Bild-

punkt nicht an dem vorderen Ende des Sehstabes liegen, sondern an seinem hinteren, oder irgendwo in seinem Verlaufe, so würde das im Verhalten dieser Lichtdiffusion nichts Wesentliches ändern.

Die ganze Lichtverschiebung des Retinapigmentes bei Krebsen scheint mir, nur von diesem Standpunkt betrachtet, eine physiologische Bedeutung zu haben; es war schon oben davon die Rede, dass auf diesem Wege das Netzhautbild, soferne es percipirt wird, bei Nacht eine grosse relative Helligkeit auf Kosten seiner Schärfe gewinnen muss. Es scheint das um so wünschenswerther, als das Netzhautbild des Facettenauges, ganz im Allgemeinen gesprochen, sehr viel lichtschwächer ist als das des Wirbelthierauges. Man bedenke nur die grosse Ebene der Pupille des Säugethieres als Basis jedes einem Bildpunkte zugehörigen Strahlenkegels und die kleine Gruppe von Facetten, welche beim zusammengesetzten Auge die Basis dieses Strahlenkegels bildet, von dem Appositionsbild ganz abgesehen.

Die Schärfe des Netzhautbildes gibt also nur die obere Grenze für die Schärfe des Unterscheidungsvermögens; der physiologische Zerstreuungskreis drückt dieses herab. Doch ist dieser Zerstreuungskreis gewiss nicht so bedeutend, dass er es unmöglich machte, die Sehschärfe nach der Schärfe des Netzhautbildes näherungsweise zu beurtheilen.

Ich bin auf den wahrscheinlichen Zerstreuungskreis und seine physiologische Entstehung hier eingegangen, weil ich mit demselben einen Umstand in Beziehung bringen möchte, der mir von Bedeutung scheint.

Es ist ja eine sehr naheliegende Frage: was bedeuten die beiden Typen von Augen, die im Thierreiche vorkommen? Haben sie wirklich ganz gleiche Functionen, und hat die Natur hier dasselbe Ziel auf zwei grundverschiedenen Wegen erreicht, einmal mit einem Linsensystem und dem verkehrten Bilde, das anderemal mit Hunderten von Linsensystemen und einem aufrechten Bilde? Wenn ja, was bedeutet es dann, dass viele Thiere nebst den grossen Facettenaugen kleine einfache Augen haben? Wozu die kleinen, wenn die grossen genau dieselben Functionen, nur ihrer Grösse wegen in vollkommenerer Weise erfüllen?

Ich stehe in der Beantwortung dieser Fragen noch auf dem Standpunkt, den ich schon in meiner ersten Abhandlung über das zusammengesetzte Auge (1875) angegeben habe; die genauere Begründung desselben muss nach meinen heutigen Kenntnissen vom Facettenauge freilich eine andere Gestalt annehmen, und wird dadurch wohl an Festigkeit gewinnen.

Meine Ansicht geht dahin, dass der Typus des Wirbelthierauges in vollkommenerer Weise dem Erkennen von Formen der äusseren Objecte, der Typus des Facettenauges in vollkommenerer Weise dem Erkennen von Veränderungen[1] an den Objecten dient.

[1] Ich habe früher gesagt „von Bewegungen der Objecte". Es scheint mir berechtigt, den Begriff zu dem der Veränderungen zu erweitern. Es geschieht auf Grund von Studien über die Fähigkeit des menschlichen Auges, Bewegungen und Veränderungen im Allgemeinen wahrzunehmen.

Ich muss bemerken, dass die Wahrnehmung von Veränderungen, insbesondere von den Bewegungen äusserer Objecte, im Leben der Thiere eine viel grössere Rolle spielt, als man gewöhnlich anzunehmen scheint. Es steht das in Zusammenhang mit den lebendigen Feinden, vor denen sie sich zu hüten, oder mit der lebendigen Beute, die sie zu erjagen haben. Ich habe mich zu wiederholtenmalen davon überzeugt, dass Rehe oder Hasen den Menschen an seiner Gestalt nicht erkennen; wenn er sich vollkommen ruhig verhält, so kommt es vor, dass er ihnen als etwas Absonderliches auffällt, dass sie ihn lange und aufmerksam betrachten, dass sie aber ganz nahe kommen, und sich schliesslich vollkommen über den fremden Gegenstand beruhigen. Selbstverständlich würde das Reh im höchsten Grade erschrecken, wenn es so unter den Wind käme, dass es Geruch vom Menschen empfinge — nebenbei bemerkt — ein Zeichen, um wie viel sicherer diese Thiere nach dem Geruchsinn, als nach dem Gesichtssinne, wenigstens bei ruhenden Objecten urtheilen. Wer je eine Katze genau beobachtet hat, weiss, wie sehr die leiseste Bewegung in ihrem Gesichfsfeld sie aufzuregen, oder doch ihre Aufmerksamkeit zu wecken vermag, während sie für ruhende Objecte verhältnissmässig stumpfsinnig ist. Eine Natter sieht den Frosch in ihrem Käfig nicht, so lange er ruhig ist, beim ersten Sprung, den er macht, ist er gesehen und erhascht. Aehnliches beobachtet man bei Fröschen, wenn sie Fliegen fangen, oder bei Fischen. Der Angelfischer weiss, dass sich seine künstliche Mücke an der Wasseroberfläche bewegen muss, soll die Forelle nach ihr schnappen. Solche Beispiele liessen sich von Wirbelthieren in grosser Menge anführen; noch viel mehr aber ist das für die Insectenwelt der Fall. Ich brauche nur daran zu erinnern, wie man einen Schmetterling oder eine Libelle fängt. Alles kommt auf die Behutsamkeit der Annäherung an, jede rasche Bewegung schreckt das Thier auf, bei hinlänglich langsamer Bewegung aber kann man sich oft nähern, bis man es greifen kann. Die Gestalt des sich bewegenden Objectes scheint dabei ziemlich gleichgiltig, es fliegt auf, ob ein Vogel vorbeifliegt, ein Schmetterlingnetz ihm unvorsichtig genähert wird, ein Mensch oder ein Hund vorbeigeht u. s. w. Das Insect kennt seine Feinde nicht nach Formen, sondern nur nach Bewegungen, die Fliege setzt sich ungescheut auf jeden ausgestopften Vogel, und der ganze Schwarm von Fliegen steigt in die Luft, wenn im Zimmer ein Sacktuch geschwungen wird. Andererseits erkennt die Libelle auch ihre Beute hauptsächlich an Bewegungen, denn sie stürzt sich auf ein in die Luft geworfenes Papierkügelchen, sowie sie es bei einem fliegenden Insect thut.

Dieses Alles sollte nur die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung lenken, welche die wahrgenommene Bewegung im Sinnesleben der Thiere hat.

Nun war ich, ehe ich mich mit den Facettenaugen zu beschäftigen begann, auf Grund physiologisch-optischer Studien zu der Anschauung gelangt, dass die Wahrnehmung von Bewegungen mit dem Auge auf einer primitiven Empfindung beruhe, einer so primitiven Empfindung etwa, wie

die Empfindung Roth oder Hell im Gegensatze zu einer anderen Farbe oder zu Dunkel ist. Es ist hier nicht der Ort auf diesen Gegenstand näher einzugehen, ich will nur erwähnen, dass diese Empfindung der Bewegung ebenso eine obere und untere Intensitätsgrenze hat, wie die Empfindung der Farbe, dass sie wie diese ein negatives Nachbild hinterlässt, welches sich wie bei dieser auf die gereizte Netzhautstelle beschränkt u. s. w.

Für uns von Wichtigkeit ist nun der Umstand, dass die Empfindlichkeit für die Bewegungen an den verschiedenen Stellen der menschlichen Netzhaut durchaus nicht gleichen Schritt hält mit der Localisationsfähigkeit derselben. Diese ist im Centrum am grössten und nimmt nach der Peripherie hin rasch ab. Die Bewegungsempfindlichkeit aber nimmt so viel weniger rasch ab, dass man geneigt ist zu sagen, die Function der Netzhautperipherie besteht in erster Linie in der Wahrnehmung von Bewegungen, oder, wie ich mich später überzeugt habe, in der Wahrnehmung von Veränderungen überhaupt.[1] In der That lehrt die tägliche Erfahrung, dass wir ruhende Objecte nie bemerken, wenn sie nicht recht nahe dem Blickpunkt liegen, dass aber die leiseste Veränderung an der Peripherie des Sehfeldes, ein vorbeifliegender Vogel, die Bewegung eines Zweiges, das Herabgleiten eines Kleidungsstückes von einem seitlich stehenden Stuhl, den wir vorher gar nicht bemerkt hatten, u. dgl. m. unsere Aufmerksamkeit sofort rege macht und uns fast reflectorisch nöthigt, den Blick dahin zu wenden. v. Fleischl hat eine sinnreiche Hypothese über die Structurverhältnisse der menschlichen Netzhaut aufgestellt, welche, anknüpfend an meine Anschauungen über die Functionsweise des Insectenauges, diese relative Ueberempfindlichkeit für Bewegungen bei Unterempfindlichkeit für räumliche Auffassung zu erklären vermag.

Ich bin nämlich der Anschauung, dass das Facettenauge ähnlich functionirt wie die Netzhautperipherie des Menschen, dass also das Hauptgewicht der Wahrnehmung von Veränderungen zufällt, die Wahrnehmung der Formen erst in zweiter Linie in Betracht kommt.

Warum ich diese Ansicht hege, geht aus folgender Betrachtung hervor:

Wie eben besprochen wurde, wird durch das Superpositionsbild eines hellen Punktes, auch wenn das optische Bild so vollkommen als möglich wäre, nicht nur ein Sehstab in Erregung versetzt, sondern eine ganze Gruppe derselben. Es entsteht eben ein kleiner Empfindungszerstreuungskreis. In diesem Zerstreuungskreis aber ist der Grad der Erregung nicht gleichmässig vertheilt, sondern das Maximum der Erregung trifft den im Centrum gelegenen Sehstab; um diesen herum liegt eine Zone Sehstäbe, deren Erregung geringer ist, um diese Zone eine zweite, deren Erregung noch geringer ist u. s. w.; kurz es ist ein Zerstreuungskreis vorhanden,

[1] Wenn man z. B. eine Gruppe dunkler Punkte auf hellem Grunde so weit an die Peripherie des Sehfeldes schiebt, dass man sie auch nicht mehr annähernd zählen kann, so bemerkt man es doch sofort, wenn einer von ihnen verschwindet oder ein neuer auftaucht.

innerhalb dessen die Erregung nicht gleichmässig vertheilt ist, sondern vom Centrum nach aussen continuirlich bis auf Null absinkt. Denken wir uns jetzt den leuchtenden Punkt nur um so weniges verschoben, dass sein Bild sich auf der Netzhaut nur um den Durchmesser eines Sehstabes verschiebt. Es muss sich dann der Erregungsgrad aller dem Zerstreuungskreis angehöriger Sehstäbe geändert haben. Es leuchtet ein, dass diese Erregungsänderung in einer grossen Anzahl von Nervenendigungen in hohem Grade geeignet ist, die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken, d. h. ein Bemerken der stattgehabten Bewegung sowie ihrer Richtung zu veranlassen, ebenso dass jede Veränderung, also das plötzliche Auftreten eines vorher unsichtbar gewesenen Objectes (es ist ein solches ohne sehr merkbare Bewegung möglich), ähnlich starke Sinnesreizung veranlassen muss.

Der Zerstreuungskeis eines correct gebauten Wirbelthierauges würde nicht in gleicher Weise wirken, weil er durchaus von gleicher Helligkeit ist.[1] Es treten im selben Falle dann Veränderungen im Erregungszustande nur in der relativ geringen Anzahl von Netzhautelementen ein, welche die Peripherie des Zerstreuungskreises bilden. Die beiden Typen der Zerstreuungskreise verhalten sich also recht verschieden und die physiologische Wirkung gleicher Verschiebungen gleich grosser Zerstreuungskreise dürfte sich verhalten wie die Peripherie zum Flächeninhalt. Es ist also der Zerstreuungskreis des Facettenauges in dieser Beziehung sehr bedeutend im Vortheil. Eine Vergleichung der Bewegungsempfindlichkeit beider Augentypen muss natürlich auf der Voraussetzung basiren, dass in beiden Fällen die Netzhaut gleich empfindlich für Helligkeitsdifferenzen ist. Auf dieser Voraussetzung beruht natürlich jede Schätzung der Leistungen eines Auges nach seinem dioptrischen Verhalten.

Es ist aber nicht wahrscheinlich, dass nur die mit Superpositonsbildern begabten Augen einen derartigen physiologischen Zerstreuungskreis haben. Er ist wohl auch beim Appositionsbild vorhanden.

Man erinnere sich, dass bei diesen Augen in der Nähe der Spitze des Krystallkegels ein Bild von einem kleinen Stück Sehfeld entsteht (vgl. Holzschnitt Fig. 9, Seite 25 *ab*), welches von der da liegenden Retinula aufgenommen wird. Es wird nicht als Bild percipirt, sondern liefert einen einheitlichen Eindruck, da ja die Retinula einem Sehelement entspricht. Nun ist die Aussenfläche der Retinula, wie die Mantelfläche des Kegels von Pigment umgeben. Ein wie grosser Theil des Bildes *ab* auf die Retinula fällt, hängt von der Lage dieser und des einhüllenden Pigmentes ab. Es wäre sehr unzweckmässig und deshalb nicht wahrscheinlich, dass der percipirte Antheil des Bildes kleiner wäre, als es dem zugehörigen Bruchtheil des Sehfeldes entspricht. Wäre er nämlich kleiner, so würde das Thier nicht Eindrücke von allen Objecten des Sehfeldes erhalten, sondern

[1] Ich sage: eines correct gebauten Auges, denn thatsächlich kommen Helligkeitsdifferenzen vor, die aber unregelmässig sind, und deshalb nicht wie die des oben geschilderten Zerstreuungskreises im Facettenauge der geschilderten Function dienen können.

das Sehfeld wäre gleichsam mit einem Netz überzogen, durch dessen Maschen es sieht, das aber selbst vieles zudeckt. Es würde zwar von der Existenz dieses Netzes so wenig eine Empfindung haben, wie wir von der Existenz unseres blinden Fleckes, doch erlitte es eine bedeutende Schädigung seines Sehens. Man wird also wohl voraussetzen, dass die percipirten Antheile des Bildes *ab* so gross sind, dass sich die correspondirenden Antheile des Sehfeldes mindestens berühren. Nun aber braucht man nur anzunehmen, dass diese Antheile noch etwas grösser sind, so hat auch dieses Auge Zerstreuungkreise, welche sich ebenso verhalten wie die des Auges mit Superpositionsbild. Denn es gelangt dann zu der Retinula eines Facettengliedes nicht nur das Licht, welches von dem ihm durch Projection zugehörigen Theile des Sehfeldes ausgeht, sondern auch noch solches aus den Nachbartheilen des Sehfeldes, aber in geringerer Menge, und zwar in um so geringerer Menge, je weiter dieser Nachbartheil von dem in der Axe des Facettengliedes gelegenen entfernt ist.

Aus den oben geschilderten Beobachtungen an abgekappten Augen mit Appositionsbild geht hervor, dass man diese Voraussetzung aber gar nicht braucht und dass es keine Hypothese, sondern Thatsache ist, dass an der Spitze einer ganzen, wenn auch kleinen Gruppe von Kegeln die verkehrten Bildchen desselben leuchtenden Objectes gesehen werden; und die anatomischen Verhältnisse der Retinula lassen es kaum möglich erscheinen, dass auf jede nur das Licht des geometrisch zugehörigen Antheiles des Sehfeldes gelangt. Es ist also nur — vielleicht übergrosse — Vorsicht, wenn ich mich über das Vorhandensein des nach der Peripherie an Intensität abnehmenden Zerstreuungskreises mit so geringer Entschiedenheit ausspreche. Wenn sich die Beobachtung Leydig's und Thompson Lowne's bestätigt, nach welcher das Pigmentlumen zwischen Krystallkegel und Retinula seinen Durchmesser im Leben zu ändern vermag, an welche Möglichkeit freilich nur für gewisse Thiere gedacht werden kann, so haben wir auch hier, wie bei den Augen mit Superpositionsbild, ein Mittel vor uns, nicht nur die Helligkeit des Netzhautbildes, sondern auch die Grösse des Zerstreuungskreises, somit die Schärfe des Bildes zu variiren.

Dass ich beim Sehen der Insecten ein grösseres Gewicht auf das Erkennen von Veränderungen lege, geschieht, weil ich darin die wesentlichste functionelle Differenz vom Sehen mit dem verkehrten Netzhautbild erblicke; ich bin aber weit davon entfernt, das Erkennen von Formen zu unterschätzen,[1] wie man wohl geglaubt zu haben scheint. Die schönen Versuche von Plateau haben hinlänglich festgestellt, dass die Insecten Objecte und deren Lage sehen, und die Schärfe, mit der das geschieht, stimmt recht gut mit der überein, die ich seit Langem vermuthet und auch angedeutet habe.

[1] Vgl. das oben bei Besprechung des Auges von Squilla Mitgetheilte. Es scheint mir übrigens selbstverständlich, dass bei verschiedenen Thierarten das Verhältniss der Vollkommenheit des Form- und Bewegungssehens bedeutenden Variationen unterworfen ist.

Man braucht nur einen Schmetterling zu beobachten, wie er von Blume zu Blume fliegt, um sich zu überzeugen, dass er diese aus mässiger Entfernung sieht, und man braucht andererseits nur zu sehen, dass er sich nicht zu selten von Objecten ähnlicher Gestalt und Farbe täuschen lässt, diese Täuschung aber erst bemerkt, wenn er fast bis zur Berührung nahe gekommen ist, um die Ueberzeugung zu gewinnen, es sei dieses Sehen etwa von jener Vollkommenheit, deren Grössenordnung durch das Netzhautbild von Lampyris gegeben ist.

Auch dass die Thiere Farbenempfindung haben, kann man so ohne weiters beobachten, hauptsächlich an der Art, wie sie sich täuschen lassen; doch ist das durch die exacten Versuche Lubbock's längst bekannt, und die ganze bunte Welt der Schmetterlinge und Blumen legt Zeugniss davon ab.

d) Accommodation.

Dass es im zusammengesetzten Auge eine Accommodation gebe, ist mir sehr unwahrscheinlich. Erstens ist dieselbe beim Appositionsbild überflüssig, denn es kommt eine geringe Verschiebung des an der Spitze des Krystallkegels entworfenen Bildes physiologisch kaum in Betracht. Zweitens findet man weder in den Augen mit Appositionsbild, noch bei jenen mit Superpositionsbild irgend eine Einrichtung, welche als Accommodationsmechanismus gedeutet werden könnte. Bei den Augen letzterer Art rückt das Bild bei Annäherung des Objectes nach vorne, im Gegensatze zu den Wirbelthieraugen. Ich mass diese Verschiebung in einem Falle bei Lampyris. Sie betrug 0·092 Millimeter, wenn der Gegenstand aus der Entfernung von 810 Millimeter in die von 1·2 Millimeter gebracht wurde. Um den Gegenstand so nahe zu bringen, benutzte ich den Kunstgriff, von demselben durch den Abbé'schen Beleuchtungsapparat ein Bild zu entwerfen. Dieses fungirte als abzubildender Gegenstand. Die Messungen sind aus naheliegenden Gründen nur approximativ, doch zeigen sie zur Genüge die Grössenordnung der Verschiebung, um die es sich bei diesem Auge handelt. Man wird wohl kaum zweifeln, dass das herumfliegende Lampyrismännchen mit dem Auge das im Grase sitzende leuchtende Weibchen sucht, dass es also diesen Lichtpunkt mit näherungsweise auf Unendlich eingestelltem Auge sieht; ob es aber noch deutliche Bilder von 1·2 Millimeter entfernten Objecten zu bekommen nöthig hat, mag wohl fraglich erscheinen.

Wäre ein Accommodationsapparat da, so müsste er beim Fixiren naher Objecte eine Annäherung des dioptrischen Apparates und der Netzhaut erzielen. Doch ist nichts von einem solchen zu finden. Es ist auch sehr leicht begreiflich, dass ein Accommodationsapparat diesen Augen fehlt. Denn die grosse Dicke der Netzhaut vermag ihn vollständig zu ersetzen. Wenn das Bild auch etwas nach vorne oder nach rückwärts rückt, es kann dabei immer noch im Inneren der Netzhaut verbleiben. Beim Wirbelthierauge ist es unter gleicher Verschiebung des Objectes längst schon vor oder hinter die Netzhaut gewandert.

Noch ein anderer Umstand kommt in Betracht. Er betrifft auch das Wirbelthierauge. Je kleiner die Dimensionen des Auges werden, desto entbehrlicher wird die Accommodation, unter der im Grossen und Ganzen zutreffenden Voraussetzung, dass die empfindliche Schichte der Netzhaut eine absolut gleichbleibende Dicke hat. Die Grösse der Verschiebung des Netzhautbildes ist, gleichen Bau der Augen vorausgesetzt, proportional den linearen Dimensionen des Auges.[1] Für diese gibt die hintere Brennweite ein Mass ab. Dieselbe ist z. B. beim Elephanten vielmals grösser als bei der Maus; und da die beiden empfindlichen Netzhautschichten, sowie die Netzhautelemente nur geringe Grössenunterschiede zeigen (beim Frosche sind sie sogar viel grösser als beim Elephanten), so ist die Accommodation bei der Maus viel entbehrlicher als bei den grossen Säugethieren. Hier ist freilich unter entbehrlicher nur verstanden, dass das Thier in einer Entfernung noch scharfe Bilder bekommt, für welche der Elephant schon stark accommodiren muss. Dabei könnte allerdings für die Maus die Beobachtung wenige Millimeter entfernter Objecte noch Bedeutung haben, die für den Elephanten bedeutungslos ist.

Ganz ähnlich aber verhält es sich auch bei den Insecten und Krebsen mit Superpositionsbild, deren Augen durchaus nur die Grösse von denen kleiner Säugethiere haben.

e) Das Sehen in der Tiefendimension.

Dass Insecten und Krebse nahe von fernen Gegenständen unterscheiden, wird wohl nicht zu bezweifeln sein; es lassen sich, besonders an Insecten, leicht Versuche anstellen, die zeigen, dass sie sich vor einem nahen Gegenstand mehr fürchten, als vor einem fernen, auch wenn scheinbare Grösse und Winkelgeschwindigkeit dem letzteren günstig sind.

Wir Menschen und offenbar alle Wirbelthiere erkennen Entfernungen hauptsächlich auf Grund der Verschiedenheit, welche die beiden Netzhautbilder desselben Gegenstandes in den beiden Augen zeigen, und auf Grund der Convergenzanstrengung, die wir beim binocularen Fixiren eines Gegenstandes aufwenden müssen. Letzterer Punkt kommt bei sehr vielen Thieren, welche mit Facettenaugen sehen, sicher nicht in Betracht, denn ihre Augen sind unbeweglich am Kopfe befestigt. Die Augen anderer allerdings sind beweglich (viele Krebse), doch sind ihre Bewegungen so unabhängig voneinander, dass es schwer ist, zu glauben, ein Mechanismus binocularer Fixation spiele in ihrem Sehen eine grosse Rolle. Auch ist vielfach die Stellung der Augen am Kopfe eine solche, dass dieser Gedanke zurückgedrängt wird.

Doch ist kein Grund anzunehmen, dass das erste Moment bei Facettenaugen nicht dieselbe Rolle spiele, wie bei Wirbelthieraugen. Auch hier ist,

[1] Denn die Entfernung des Bildes vom zweiten Brennpunkt $f_2 - F_2 = D$ ergibt, da $f_2 = \frac{F_2 f_1}{f_1 - F_1}$ ist, $D = \frac{F_1 F_2}{f_1 - F_1}$

z. B. bei Libellen, ein grosses gemeinsames Gesichtsfeld, unzweifelhaft viel grösser als das des Menschen, denn es erstreckt sich nicht nur nach vorne, sondern auch nach oben, hinten und unten. Auch hier müssen die Bilder beider Augen verschieden sein, und die beiden Netzhautstellen, welche von dem Bilde desselben Objectpunktes getroffen werden, bestimmen eindeutig die Entfernung und Lage des Objectpunktes bei gegebener Stellung des Kopfes.

Die binoculare Tiefenschätzung des Wirbelthieres ist eine um so genauere, je grösser die Distanz der beiden Augen voneinander ist, wie dies jüngst Berlin[1] ausgeführt hat. Diese Distanz ist bei Insecten allerdings recht gering, obwohl sie so gross zu sein pflegt, als es die Dimensionen des Kopfes nur immer zulassen. Daraus geht aber nicht hervor, dass diese Thiere mit dieser Art der Tiefenwahrnehmung nicht auskommen, sondern nur dass sie bei gleicher und ziemlich grosser Entfernung der Objecte unvollkommener ist. Bei geringer Entfernung aber kann das Princip der Tiefenwahrnehmung genau so fungiren wie bei den Wirbelthieren. Und wenn ein solches in wenigen Centimetern von seinen Augen schon gar keine brauchbare Tiefenwahrnehmung mehr hat, schon wegen der schlechten Netzhautbilder und der unmöglich gewordenen Convergenz, so wird eine Libelle vielleicht gerade in dieser Entfernung die schärfste Tiefenwahrnehmung besitzen, und diese kann ihr vortheilhafter sein, als eine genaue Schätzung grosser Entfernungen.

Es ist sehr wohl möglich, dass manche Insecten, wie dies Plateau beobachtet hat, deshalb erst kurz vor einem Hinderniss ihren Weg ändern (Platta) und ausweichen, weil sie das Object zwar vorher gesehen, seine Entfernung und damit seinen Charakter als Hinderniss aber erst erkannt haben, als sie nahe genug waren, um einen brauchbaren binocularen Tiefeneindruck von ihm zu bekommen. Wenn viele Insecten an ein Papierblatt erst anstossen mussten, um auszuweichen, so kann das auch darin seinen Grund haben, dass die Tiefenwahrnehmung (auch beim Wirbelthiere) nur dann möglich ist, wenn Details im Objecte gesehen werden. Ein Blatt Papier könnte also nur auf Grund der Wahrnehmung seiner Begrenzungslinien in die richtige Entfernung verlegt werden, wenn es selbst vollkommen gleichmässig gefärbt wäre.

Wie gesagt, ist es bei der Unabhängigkeit voneinander, mit der sich die Augenstiele vieler Krebse bewegen, schwer, bei diesen Thieren an einen binocularen Sehact der geschilderten Art zu denken. Doch drängt sich bei der Betrachtung eines solchen Krebses mit seinen lebhaften Augenbewegungen eine andere Vorstellung auf. Jedermann weiss, dass es eine für das schwierige Erkennen und Enträthseln eines Gesichtsobjectes charakteristische Bewegung ist, wenn Jemand mit vorgestreckten Hals und fixirtem

[1] Ueber die Schätzung der Entfernungen bei Thieren (Festschrift zur Feier des XXV. Regierungsjubiläums Sr. Majestät des Königs Karl von Württemberg), Stuttgart 1889.

Blicke den Kopf nach rechts und links hin und her bewegt. Auch Thiere machen es bisweilen so. Es handelt sich darum, das Object von etwas verschiedenen Richtungen aus zu betrachten. Die nacheinander erhaltenen Bilder gewähren dann nicht nur eine correctere Anschauung der Formen, sondern vor Allem auch der Entfernungen der verschiedenen Theile. v. Helmholtz führt einen sehr treffenden Fall an,[1] in dem man sich von der Wirkung dieser Succession von Bildern überzeugen kann: Wenn man den binocularen Sehact beseitigt, indem man ein Auge schliesst, und blickt dann bei ruhig gehaltenem Kopfe in die Zweige eines Baumes oder in das Astwerk eines Gebüsches, so sieht man nur ein wüstes Gewirre von Zweigen und Blättern, in dem man sich nicht zurechtfindet und vor Allem kein Urtheil über die Entfernung und gegenseitige Beziehung der einzelnen Aeste zu einander gewinnt. Sowie man aber nun den Kopf etwas nach rechts und links bewegt, so geht das ganze Gewirre in räumlicher Klarheit auseinander, es scheiden sich Aeste und Wipfeln, kurz es stellt sich ein plastisches Bild des Ganzen dar. Es beruht das natürlich darauf, dass das Netzhautbild eines nahegelegenen Gegenstandes sich während der Kopfbewegung rascher auf der Netzhaut verschiebt, als das eines fernen, und dass der nahe Gegenstand eben dadurch als solcher erkannt wird.

Ich halte es nun für möglich und wahrscheinlich, dass Krebse, deren Augenstiele keine coordinirten Bewegungen machen, sich aber, fast wie in gewohntem Spiele, hin und her zu bewegen pflegen, nach diesem Principe Wahrnehmungen der Tiefendimension gewinnen. Es ist dieses freilich eine Hypothese, die leider nicht leicht wird verificirt werden können, deren Prüfung aber doch nicht ganz ausgeschlossen erscheint. Sie findet ihre Stütze auch darin, dass diese fast continuirlichen Augenbewegungen keinen anderen einsehbaren Grund haben.

[1] Physiologische Optik. 1. Auflage, S. 655.

XI. CAPITEL.

Einige Bemerkungen über die Phylogenese des facettirten Auges vom functionellen Standpunkte betrachtet.

Grenacher hat neuerdings die genetische Verwandtschaft der beiden Augentypen einer Discussion unterzogen, des zusammengesetzten und des einfachen, nach dem Typus des Wirbelthierauges gebauten Stemmas.

In der That, man findet bei verwandten Thieren, ja an einem und demselben Kopfe nebeneinander die zwei Augenformen, das eine Auge sieht mit verkehrtem, das andere mit aufrechtem Netzhautbilde. Wo ist da das Bindeglied, nach dem wir doch stets zu suchen pflegen, wie kann überhaupt ein Bindeglied zwischen einem aufrechten und einem verkehrten Bilde, zwischen dem Bilde einer Camera obscura und dem Superpositionsbilde vieler astronomischer Fernrohre aufzufinden sein?

Ich will zum Schlusse hierüber noch ein Paar Worte vom optischen Standpunkte sagen, umsomehr, als mich meine Betrachtungen zu wesentlich demselben Resultate geführt haben, das Grenacher auf Grund seiner morphologischen Untersuchungen gefunden hat.

Eine warzenartige Verdickung der Cuticula mit einer oder einigen darunterliegenden Sinneszellen, die im Stande sind, Aetherbewegungen als solche oder vielleicht nach ihrer durch ein schwarzes Pigment bewirkten Umwandlung in Wärmebewegung, zu Nervenerregung umzusetzen, kann wohl in den rohesten Zügen als Urauge betrachtet werden. Solche Uraugen sehen wir auch noch heute bei niederen Thieren. Sie sind bei gegebener Stellung des Thieres im Stande, Hell und Dunkel, sowie die Richtung zu unterscheiden. Ein im Wasser schwimmendes Thier wird durch dasselbe erkennen können, nach welcher Richtung die leuchtende Oberfläche liegt.

Nun sind zwei Arten der Vervollkommnung dieses einfachsten Sehapparates möglich. Erstens die Verdickung der Cuticula (auch die Linse des Menschen entwickelt sich noch aus dem äusseren Keimblatt) nimmt immer mehr die Gestalt einer optischen Linse an, und die Sinneszellen nähern sich der Brennweite derselben. Schon bei der einfachsten warzenartigen Verdickung wird im Allgemeinen die in der Axe derselben gelegene

Sinneszelle, dann die intensivste Erregung erleiden, wenn diese Axe der Sonne zugekehrt war; es wäre also da schon ein Beginn der Localisirung vorhanden, wenn mehrere Sinneszellen im Urauge angenommen werden. Denken wir uns diese Zellen allmählich an Zahl zunehmen und gegen die Brennweite der Linse rücken, so wird, da der von der Sonne stammende Lichtkegel in immer intensiveren Partien von den Sinneszellen aufgefangen wird, die Localisirungsfähigkeit stetig zunehmen, und wir gelangen so ohne Sprung — und darauf kommt es hier ja ausschliesslich an — bei ebenso stetig zunehmendem Werthe des Organes für seinen Träger zu den einfachen, aber hoch entwickelten Augen der Spinnen u. dgl., sowie der Wirbelthiere. Die Sinneszellen breiten sich in grosser Anzahl in der Brennebene der brechenden Medien, also in einer nach vorne concaven Fläche aus und empfangen das verkehrte Bild.

Zweitens kann sich das Urauge durch Multiplication vervollkommnen und so zum zusammengesetzten Auge werden. Das Thier, das ein Urauge besitzt, bekommt in einem gegebenen Momente nur Nachricht darüber, ob in der Richtung, welche der Axe und deren Umgebung entspricht, helle Objecte sind; will es über eine andere Richtung Erfahrungen einziehen, so muss es den Körper wenden. Soll das Thier zu gleicher Zeit über mehrere Richtungen orientirt werden, so müssen sich mehrere Augen entwickelt haben, deren Axen divergiren. Zwei solcher Augen geben dann in ihrer vereinten Wirkung schon den ersten Anfang eines aufrechten Bildes. Je grösser die Anzahl dieser primitiven Augen geworden ist, desto vollkommenere Localisirung ist möglich. So entstehen, wieder ohne Sprung, die zahlreichen radiär angeordneten Facettenglieder des zusammengesetzten Auges, von denen jedes noch die ursprünglichen Elemente birgt. Bei der Kleinheit der Cuticularlinsen wird die Quantität des in ein Einzelauge dringenden Lichtes eine geringe sein, es werden sich Structurverhältnisse ausbilden, welche diese geringe Menge Lichtes wenigstens in so vollkommenem Masse als möglich dem nervösen Elemente oder den nervösen Elementen zuführen, sei es durch die Bildung kugeliger brechender Flächen, sei es durch Schichtung von Medien ungleichen Brechungsvermögens. Wir kommen auf diesem Wege direct zu dem Auge, das wir als mit einem Appositionsbilde ausgestattet kennen gelernt haben.

Morphologisch haben wir diese Entwickelungsreihe im Vorstehenden kennen gelernt, ausgehend vom Trilobitenkrebs und durch das Auge von Limulus zu dem der Taginsecten fortschreitend. Man sieht in dieser Reihenfolge deutlich, wie das verkehrte Bildchen des Einzelauges (beim Trilobitenkrebs) verkümmert, um dem aufrechten Bilde des Gesammtauges, das auch bei diesem Thiere schon in der Aggregation der Augen vertreten war, Platz zu machen und es zur vollkommensten Ausbildung gelangen zu lassen.

Es fragt sich nun, ob auch vom Appositionsbild zum Superpositionsbild eine phylogenetische Brücke führt, d. h. ob eine continuirliche Reihe von Zwischengliedern denkbar ist, deren jedes gegenüber dem vorher-

gehenden im Kampfe ums Dasein Vortheile gewährte, und sich dadurch ausbilden konnte. Es scheint mir, dass diese continuirliche Reihe unschwer zu finden ist:

Das Facettenglied in dem mit einem Appositionsbilde begabten Auge enthält, wie wir sahen, einen Linsencylinder, näherungsweise von der Länge seiner Brennweite. Er bewirkt, dass an seiner Spitze ein Bildchen eines engbegrenzten Antheiles des Sehfeldes entsteht, welches dadurch einen verhältnissmässig intensiven Lichtreiz hervorruft, dass die Hauptstrahlen der verschiedenen Punkte des Sehfeldes sämmtlich fast parallel mit der Kegelaxe in die Retinula eindringen. Der einem Bildpunkte angehörende Strahlenkegel zeigt dabei eine nicht unbeträchtliche Divergenz. Stellen wir uns vor, der Träger dieses Auges sei aus biologischen Motiven gedrängt, ein Dämmerungs- und ein Nachtthier zu werden. Dann braucht sich der Linsencylinder nur zu verlängern, und die Retina in entsprechendem Maasse vom dioptrischen Apparat zurückzuweichen, um das Auge für geringeres Licht sehtüchtiger zu machen. Durch die Verlängerung, beziehungsweise Verstärkung des Linsencylinders, nämlich verringert sich die Divergenz jedes einem Bildpunkte zugehörigen Strahlenkegels, was jedenfalls für das Centrum des „Elementarsehfeldes" (s. S. 31) eine Erhöhung der Perceptionsintensität bedeutet; zugleich aber hören die Hauptstrahlen der peripherischen Punkte des Partialsehfeldes auf, parallel der optischen Axe des Facettengliedes der Retina zuzustreben; sie bilden mit dieser einen Winkel in demselben Sinne, wie sie das beim Superpositionsbilde thun. Wenn also, wie vorausgesetzt, die Retina zurückgewichen ist, so trifft jetzt ein Theil des Strahlenkegels dieser peripheren Sehfeldpunkte schon das benachbarte Netzhautelement, geht also auch für die Perception nicht mehr verloren. Ich habe schon S. 84 und S. 91 von solchen Augen gesprochen, welche Uebergangsformen zwischen den beiden Typen darstellen.

Auf diesem Wege kann die relative Helligkeit des Bildes zum Nutzen der betreffenden Thierclasse allmählich steigen, ohne dass ein Superpositionsbild in vollkommenster Weise entsteht; dieses in der Form, wie wir es oben besprochen haben, ist erst vorhanden, wenn der ursprüngliche Linsencylinder an Stärke oder Länge um das Doppelte zugenommen, also die doppelte Länge seiner Brennweite hat, und die Netzhaut sehr beträchtlich zurückgewichen ist.

Dieses Ziel also, so scheint mir aus dem Dargelegten mit Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, kann unter continuirlicher Steigerung der Leistungsfähigkeit des Auges bei Lichtmangel erreicht werden; dabei ist zu bedenken, dass die Lichtverschiebung des Irispigmentes jederzeit aus dem unvollkommenen Superpositionsbild ein Appositionsbild zu machen vermag, sollte ein Ueberfluss an Licht das erheischen.

Sachregister.

A.

Accommodation 188.
Acherontia atropos 143.
Agrion-Larve, Bau 121.
— Pseudopupillen 164.
Agrypnus moertus, Netzhautbild 77.
Appositionsbild 17, 18, 75, 86.
Argynnis latonia, Augenleuchten 154.
Ascalaphus, Zweitheilung der Augen 128.
Astacus, Augenleuchten 158.
— Bau 124.
— Irispigment 73.
— Retinapigment 108.
— Tapetum 101.
Augen mit doppelter Functionsweise 91.
— mit ungleichmässigem Bau 112.
Augenleuchten 141, 153.
— der Krebse 158.
— der Nachtschmetterlinge 144.
— der Taginsecten 150.
— Verschwinden desselben 147.
Augenschema 45

B.

Bärenkrebs, s. Scyllarus.
Berechnung d. Lampyrisauges 52.
Bewegungen der Augenstiele von Krebsen 190
— ihre Wahrnehmung 182.
Bild, verkehrtes von Lampyris 39, 46.
Bilder durch Linsencylinder 2 u. folg.
Bildschärfe 37.
Bombus terrestris, Netzhautbild 87.

C.

C-album, Augenleuchten 154.
C-cardui, Augenleuchten 154.
Cantharis fusca, Bau 118.
— Irispigment 67.
— Netzhautbild 77.
Cantharis rustica, Netzhautbild 77.
Carcinus maenas, Augenleuchten 159.
— Irispigment 74.
— Pseudopupillen 163, 166.
— Tapetum 102.
Catocala nupta, Augenleuchten 153.
— Bau 117.
— Irispigment 71.
— Pseudopupillen 171.
Cetonia, optischer Bau 80.
— Irispigment 67.
— Retinapigment 103.
Chloe binoculata, Bau 131.
Cnophria quadria, Netzhautbild 81.
Coenonympha Pamphilus, Augenleuchten 154.
Coleas hyale, Augenleuchten 154.
Colymbetes fuscus, Bau 119.
— Irispigment 68.
Colymbetes fuscus, Retinapigment 103.
Copilia 135.
Cordulegaster, Augenwölbung 113.
Cornea für Wasser und Luft 9.
— der Wasser- und Luftthiere 9.
— der Krebse 82.
Corneafacetten, Grössendifferenz 113.
Corneakrümmung, unregelmässig 113.
Corneareflex 166.
— der Libellen 157.
— und Pseudopupille 156.
Corneaschichtung 8.
Crangon, Bau 122.
— Tapetum 101.

D.

Dioptrik des Lampyrisauges 39, 52.
Diplex, Bau 120.
Dipteren, Augenleuchten 154.
— Corneakrümmung 113.
Doppelte Functionsweise der Augen 91.
Dorkadion aethiops, Netzhautbild 90.
Dromia vulgaris, Augenleuchten 159.
— Bau 125.
— Irispigment 73.
— Retinapigment 109.
— Tapetum 102.

Dytiscus, Bau 119.
— marginalis, Irispigment 68.

E.

Einsiedlerkrebs, s. Pagurus 73.
Elater, Kegel desselben 77.
Epinephele, Augenleuchten 154.
— Bau 116.
— Pseudopupille 165.
Eristalis, Bau 121.
Etagenlupe 8, 58.
Euprepria, Augenleuchten 153, 154.

F.

Flusskrebs, s. Astacus.
Fuchs, s. Vanessa.

G.

Galathea strigosa, Augenleuchten 159.
— Augenzeichnung 166.
— Bau 126.
— Irispigment 74.
— Retinapigment 110.
— Tapetum 102.
Gammarus 131.
Gastropacha, Irispigment 70.

H.

Hauptstrahlen der Linsencylinder 5.
Helligkeit, relative, des Netzhautbildes 32.
Helligkeitsregulirung des Bildes 65.
Herpstia, Augenleuchten 159.
Hesperia coma, Augenleuchten 154.
— Pseudopupillen 165.
Hipparchia, Augenleuchten 154
Homarus, Corneakrümmung 113.
— Augenleuchten 159.
Hornisse, s. Vespa. crabo
Hummel, Netzhautbild 87.
Hydrophilus piceus 13.
— Netzhautbild 78.
— optischer Bau 78.
— Irispigment 68.
— Retinapigment 103.

I.

Inachus, Augenleuchten 159.
Irispigment 63.
— Function 59.
— locale Lichtwirkung 149.
— locale Wirkung 66.
— Verschiebung und Wirkung 63, 160.
Iristapetum 61, 62.
— dunkles 117, 171.
— von Catocala 117.
— Wanderung 171.

K.

Käfer, Corneakrümmung 113.
Katroptrische Wirkung der Kegel 59.
Kegel der Krebse 82.
— optische Wirkung 83, 134.
Kegel, katoptrische Wirkung 59.
— optische Wirkung 43, 133.
— optische Wirkung der Schiefstellung 24.
— von Lampyris 44.
Kegelmantel 27.
Krebse, Corneakrümmung 113.
Krystallkegel, s. Kegel.

L.

Lampyris splendidula 35.
— Nebenbilder 173.
— Retinapigment 103.
Lampyrisauge, Dioptrik 39, 52.
Languste, s. Palinurus.
Lasiocampa quercifolia, Bau 118.
— Irispigment 70.
Leuchten der Augen 141.
Leuchtkäferchen, s. Lampyris.
Leucoma, Bau 118
— Irispigment 70.
Leucoma salicis, Netzhautbild 81.
Libelle, Netzhautbild 89.
Libellen, ihr Sehen 115.
— Augenleuchten 154, 155.
— Cornearefiex 157.
— Pseudopupillen 164.
Libellula depressa, Differenzen im Bau 113.
Libellula vulgata, Augenleuchten 154.
— Bau 120.
Libellulinen, Differenzen im Bau 113.
— Augenwölbung 113.
Lichtschimmer im Auge 61.
Lichtwirkung auf das Irispigment 64.
— auf das Retinapigment 104
Limulus 18.
— Pseudopupille 167.
Linsencylinder 2. u. folg.
— von der Länge ihrer Brennweite 5.
— von der doppelten Länge der Brennweite 7.
— im Facettenauge 7.
Locusta caudata, Augenleuchten 155.
Locusta virdissima, Augenleuchten 155.
— Bau 122.
— Pseudopupillen 178.
Luciola italica, Netzhautbild 77.
Lycaena, Augenleuchten 154.
— Bau 116.
Lycaena coridon, Augenleuchten 154.

M.

Maja verrucosa Augenleuchten 159.
— Irispigment 74.
— Bau 126.
— kein Tapetum 102.
— Retinapigment 110.
Makroglossa, Augenleuchten 153.
— Bau 118.
— Netzhautbild 81.
— Pseudopupillen 165.
— Retinapigment 103.
Melanargia, Bau 116.
Melanargia galathea, Augenleuchten 154.
Müller'sche Theorie 11.
Musca, Augenleuchten 154.
Musca domestica, Bau 121.
Musca vomitoria, Netzhautbild 87.

N.

Nebenbilder 173.
Netzhaut 95.

Netzhautbild, Grösse von Lampyris 37.
— Lage 38.
— Schärfe 37, 179.
— unähnlich 112, 129.
— Verzerrungen 180.
Netzhautfunction 95.
Nica edulis, Augenleuchten 159.
— Bau 123.
— Irispigment 72.
— Tapetum 101.
— Retinapigment 108.

O.

Oeneria rubea, Netzhautbild 81.
Ordensband, rothes, s. Catocala.
Oryctes rhinocerus 81.
— Bau 120.

P.

Pagurus, Augenleuchten 158.
— Bau 125.
— Irispigment 73.
— Pseudopupillen 166.
— Retinapigment 110.
— Kein Tapetum 102.
Palaemon, Augenleuchten 158.
— Augenzeichnung 166.
— Bau 122.
— Corneakrümmung 13.
— Irispigment 72.
— Retinapigment 104.
— Tapetum 101.
Palinurus, Augenleuchten 159.
— Bau 124.
— Corneakrümmung 113.
— Irispigment 72.
— Retinapigment 107.
— Tapetum 101.
Pararge megarea, Augenleuchten 154.
Peneus membranaceus, kein Augenleuchten 159.
— Augenzeichnung 166.
— Bau 124.
— Irispigment 73.
— Tapetum 101, 109.
Phacops fecundus 34.
Photomechanische Wirkung am Irispigment 63.
Phronima, Bau 130.
Phylogenese der Augen 192.
Pieris rapae, Augenleuchten 151, 154.
— Bau 116.
— Nebenpupillen 172.
— Pseudopupillen 164, 165.
Pisa, Retinapigment (Tapetum) 110.
— Augenleuchten 159.
— Bau 126.
— Irispigment 74.
Plusia gama, Augenleuchten 154.
Polias, Augenleuchten 154.
Polyommatus phlaeas, Augenleuchten 154.
Portunus, Kein Augenleuchten 159.
— Bau 126.
— Irispigment 74.
— kein Tapetum 102.
— Retinapigment 110.
Porthesia, Bau 118.
— Irispigment 70.
— Netzhautbild 81.
Pseudopupillen 18, 162.
— Erklärung 166.
— ihre Form 163.
— quadratische 163, 166.
Pseudopupille und Corneareflex 156.
Psophus stridulus, Augenabtheilungen 114.
— Pseudopupillen 165.

R.

Reflexion im Auge 61.
Retina der Dekapoden 85.
— beim Superpositionsbild u. Appositionsbild 75
Retinapigment 102.
— Lichtwirkung 104.
— Verschiebung 104.
Retinatapetum 97.
Retinula, s. Rhabdom.
Rhabdom, optische Wirkung 31.
— Function 96.
— Retinapigment 105.
Rhagonycha melanura, Kegel und Netzhautbild 77.
Rosenkäfer, s. Cetonia.
Rübenweissling, s. Pieris rapae.

S.

Schärfe des Netzhautbildes 37, 179.
Schema des Insectenauges 45.
Schiefstellung der Kegel 24, 90, 121.
Schimmer im Auge 166.
Scyllarus arctus, Augenleuchten 159.
— Bau 123.
— Irispigment 73.
— Retinapigment 108.
— kein Tapetum 101.
Sehen von Bewegungen 182.
— in der Tiefendimension 189.
Sehen, Theorie des, s. Theorie des Sehens.
Sehstäbe 91.
Sicyonia sculpta 107.
— Augenleuchten 159.
— Irispigment 72.
— Retinapigment 123.
— Tapetum 101.
Sirex gigas, Bau 122.
Sphinx convolvuli, Augenleuchten 149.
— Netzhautbild 81.
Spillosoma, Irispigment 70.
Squilla mantis, kein Augen leuchten 159.
— Bau 127.
— optischer Bau 112, 128.
— Irispigment 74.
— Netzhautbild 112.
— Verzerrung des Netzhautbildes 112, 129.
— Retinapigment 111.
— kein Tapetum 102.
Stereoskopisches Sehen 189
— bei Krebsen 190.
Stubenfliege, s. Musca domestica.
Superpositionsbild 35, 75, 84.

T.

Tapetum 67.
— körnig 100.

Tapetum im Ganglion opticum 101.
— der Krebse 100.
— der Retina 97.
— aus Tracheen 98.
Taubenschwanz, s Makroglossa.
Telephorus, Irispigment 67.
Tenthredo instabilis, Bau 122.
Theorie des Sehens, von J. Müller 11, von Grüel und Gottsche 11, von Max Schultze 12, von Grenacher 12, von O. Schmidt 14, von Notthaft 15, von Thompson-Lowne 16
Tracheen im Auge 99.
— bei Tagschmetterlingen 99.
— als Tapetum 98.
Trichodes apiarius, Corneakegel 119.
Trilobitenkrebse 33.
Tropinota hirtella, Irispigment 67.
— Bau 119.

U.

Uebergangsformen des Auges 85.

V.

Vanessa, Bau 116.
— Pseudopupillen 165.
Vanessa urticae, Augenleuchten 154.
Verkehrtes Bild im Insectenauge 46.
Verzerrungen des Netzhautbildes 180.
Vespa crabo, Bau 121.
— Hornhaut und Kegel 90.
— Schiefstellung der Kegel 121.

W.

Wasser- und Luftaugen 9.
Wiesenbläuling, s. Lycaena.

Z.

Zertreuungskreis 182.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1. Meridionaler Durchschnitt durch den seitlichen Antheil des Auges von Lampyris splendidula. Alkoholhärtung; Einbettung in Celloidin; Färbung mit Saffranin, Vergrösserung der Zeichnung (auf diese, nicht auf die Mikroskopvergrösserung, bei welcher gezeichnet wurde, sind die Angaben über Vergrösserung im Folgenden zu beziehen): 120.

c. Corneafacetten.

I. P. Irispigment in Dunkelstellung, aus welchem nach rückwärts herausragen:

K. die Spitzen der Krystallkegel. Die hier nicht sichtbare Gestalt eines Krystallkegels und einer Hornhautfacette ist im Holzschnitt S. 41 wiedergegeben.

G. Glaskörperraum der Autoren, hier mit durchsichtigen spindelförmigen, radiär gestellten Zellen erfüllt.

R. Retina.

RP. Retinapigment.

m. f. Membrana fenestrata, an welche von hinten die Nervenbündel herantreten, welche aus dem

G. o. Ganglion opticum kommen.

Fig. 2 bis 5 zeigt die optischen Querschnitte der aus den Krystallkegeln des Lampyris-Auges austretenden dünnen Strahlenbündel (beziehungsweise ihrer Verlängerungen), wie man sie bei schwacher Vergrösserung sieht, wenn als Object ein heller Punkt in Verwendung steht und das Mikroskop successive auf verschiedene Ebenen eingestellt wird. Der Verlauf der Strahlen, sowie die vier Ebenen, bei deren Einstellung die vier in Rede stehenden Bilder gesehen werden, sind in Holzschnitt, Fig. 11, S. 40 des Textes, gezeichnet. Fig. 2, 3, 4, 5 entsprechen der Einstellungsebene AA_1, CC_1, DD_1, EE_1. Fig. 2 zeigt die Strahlen (richtiger ihre Verlängerungen), wenn man auf eine im Innern der Krystallkegel oder noch vor denselben gelegene Ebene eingestellt hat. Rückt man mit der Focalebene von da aus gegen die Netzhaut, so nähern sich die einzelnen Strahlenbündel und gewähren etwa in der Ebene, welche die Spitzen der Kegel tangirt *(CC_1)*, das Bild der Fig. 3. Ist das Auge frisch dem Thiere entnommen (die Figuren 2 bis 5 sind nach einem in Alkohol conservirten Auge gezeichnet), so sind die durch Reflexe u. dgl. bedingten Höfe weniger ausgeprägt. Rückt man die Focalebene noch weiter nach rückwärts *(DD_1)*, so nähern sich die Strahlenbündel, bis sie an der Ebene der Netzhaut zu dem Bilde des punktförmigen Objectes den kleinen hellen Fleck der Fig. 4 verschmelzen. Noch weiter nach hinten *(EE_1)* gehen sie in den Zerstreuungskreis. Fig. 5, auseinander, der zierliche Diffractionserscheinungen zeigt.

Fig. 6 und 7. Krystallkegel und vorderer Antheil des Sehstabes von Dyticus marginalis. Die Umrisse sind mit dem Zeichenprisma aufgenommen. Vergrösserung 550. Fig. 6 zeigt das Irispigment in der Lichtstellung, Fig. 7 dasselbe in der Dunkelstellung.

Fig. 8. Ein Streifen aus dem Auge eines lebenden Limulus. Das Ende der Zeichnung *A* liegt im Bereiche der schwarzen Pseudopupille, *B* liegt ausserhalb derselben, so dass die Abbildung die Art der Lichtvertheilung in den einzelnen Facettengliedern wiedergibt. Das beleuchtende Licht kam von der rechten Seite des Beschauers.

Fig. 9. Corneafacette mit dem daranhaftenden Krystallkegel von Cantharis fusca. *A* einem im Dunkeln, *B* einem im Sonnenscheine getödteten Thiere angehörig.

Tafel II.

Fig. 10 und 11. Beide Abbildungen betreffen dasselbe frische Zupfpräparat der Netzhaut von der Messingeule (Plusia chrysetis). Es zeigt die bei den Nachtschmetterlingen das Tapetum bildenden Tracheenbüscheln, welche die Sehstäbe von hinten her umkleiden und im durchfallenden Lichte, Fig. 10, dunkel, im auffallenden Lichte, Fig. 11, hell erscheinen. Hinter dem Tapetum sieht man bei Fig. 10 die Pigmentschichte der Netzhaut und in dieselbe eintretende Nerven. *S.* die im frischen Zustande undeutlichen vorderen Hälften der dicken Antheile der Sehstäbe.

Fig. 12. Zwei solcher Tracheenbüschel desselben Thieres isolirt. Man erkennt, wie jedes derselben aus einer kleinen Trachea hervorgeht.

Fig. 13 und 14. Durchschnitte durch das Auge von Hydrophilus piceus. Die Cornea ist nicht gezeichnet. Die Umrisse der einzelnen Schichten sind mit dem Zeichenprisma aufgenommen. Vergrösserung 210.

R. Retina.

m. f. Membrana fenestrata.

Zwischen dioptrischem Apparat und Netzhaut befindet sich ein von Fasern durchzogener Glaskörperraum. Die Fasern inseriren sich an kegelartigen Vorsprüngen des Irispigmentes. Fig. 13 gehört einem im Dunkeln gehaltenen und daselbst getödteten Thiere an, Fig. 14 einem im Sonnenschein getödteten.

Fig. 15. Einige Facettenglieder eines rothen Ordensbandes (Catocala nupta) (Nachtfalter) links in Dunkelstellung, rechts ein Facettenglied mit seinem Irispigment in Lichtstellung. Vergrösserung 216. Man sieht, dass bei *c* eine dem Kegel eng anliegende Pigmentschichte zurückbleibt, wenn das Irispigment nach rückwärts wandert. Es ist das das Analogon des „Iristapetums". Es reflectirt, wie das eigentliche Iristapetum der Krebse, das Licht, und gibt dadurch zu der braunen Farbe Veranlassung, die das Auge des Ordensbandes hat, und von der sich am Tage die schwarze Pseudopupille abhebt.

a. Querschnitt durch die Anschwellung eines Sehstabes.

b. Netzhaut im Sinne von Thompson Lowne.

m. f. Membrana fenestrata.

Fig. 16. Facettenglieder von Colymbetes fuscus. Vergrösserung 160. *A* gehört einem Thiere an, das im Dunkeln gehalten und daselbst getödtet, *B* einem solchen, das dem Sonnenscheine ausgesetzt und in diesem getödtet wurde; beide durch Alkohol.

i. p. Irispigment.

r. p. Retinapigment.

Fig. 17. Facettenglieder eines Taubenschwanzes, Makroglossa (Abendfalter). Vergrösserung 166.

a gehört dem auf Tafel VI, Fig. 63, abgebildeten Auge an. Es zeigte, mit dem Augenspiegel untersucht, schönes grünes Leuchten im Innern der Pseudo-Hauptpupille. Das Irispigment befindet sich in Dunkelstellung.

b gehört einem anderen Exemplare an. Sein Irispigment nähert sich der Lichtstellung.

r. p. Das Retinapigment ist in langen Streifen zwischen den Sehstäben angeordnet.

m. f. Membrana fenestrata.

Fig. 18. Tangentialschliff durch das Auge des fossilen Phakops fecundus. Vergrösserung 22.

Fig. 19. Meridionalschliff durch dasselbe Auge. Vergrösserung 22.

Tafel III.

Fig. 20. Ein Facettenglied von Limulus polyphemus. Vergrösserung 170. Es ist nur insoferne combinirt, als gerade an dem hier abgebildeten Facettengliede die Porencanälchen in der Cornea bei *a* nicht mit Luft gefüllt waren, die wenigen hier lufthältig gezeichneten also einem anderen entnommen sind. Die wellenartige Streifung der Chitinsubstanz ist in der Natur viel reicher und regelmässiger, als dies die Abbildung wiedergeben konnte. *R.* Stäbchen im Innern der Retinula.

Fig. 21. Querschnitt durch die Retinula desselben Thieres. Vergrösserung 170. Die radiär gestellten Gebilde im Centrum sind die Querschnitte der in Fig. 20 der Länge nach sichtbaren Stäbchen. Der Querschnitt trifft die Retinula etwas tiefer als der mit *R* bezeichneten punktirten Linie der Fig. 20 entspräche.

Fig. 22. Uebersichtlicher Durchschnitt eines Auges von Squilla mantis bei Vergrösserung 30. Der Schnitt geht parallel zur Längsaxe des walzenförmigen Auges und durch seinen grössten Umfang.

c. Cornea.

k. Krystallkegel.

I. P. Irispigment.

s. Sehstäbe.

m. f. Membrana fenestrata und in ihrer Umgebung das Netzhautpigment.

g. Ganglion opticum.

Fig. 23. Drei Facettenglieder von Tropinota hirtella. Vergrösserung 280.

c. Cornea.

T. Ein Krystallkegel der vom Irispigment vollkommen umhüllt ist, während die beiden benachbarten wenigstens in ihren oberen Antheilen freigelegt sind. Die Sehstäbe haben knopfartige kernhaltige Anschwellungen, die den Kegeln anliegen, und eine längere verdickte Strecke an ihren hinteren Enden.

m. f. Membrana fenestrata.

a gibt den Ort an, wo der Schnitt geführt ist, welcher

Fig. 24 ergibt. Die Sehstäbe sind durch die Färbung dunkel geworden, und zwischen ihnen sieht man polygonale Felder, die wahrscheinlich Querschnitte von Tracheen sind; am Längsschnitte (Fig. 23) sieht man dieselben nur als scharf gezeichnete parallele Streifen. Vergrösserung 1000.

Fig. 25 und 26. Facettenglieder vom Bärenkrebs (Scyllarus arctus). Vergrösserung 85. Fig. 25 gehört einem Dunkelauge an. Das Thier war über Nacht bis gegen Mittag im Dunkeln gewesen, wurde in Alkohol abgetödtet, nach Verlauf von drei Viertelstunden wurden die Augen abgetrennt und in 0·1procentige Chromsäure gelegt. Fig. 26 entstammt einem Lichtauge. Das Thier ward in der Sonne gehalten und dann ebenso behandelt wie das erste.

a. Querschnitt eines Sehstabes an der bezeichneten Stelle bei stärkerer Vergrösserung.

m. f. Membrana fenestrata.

Fig. 27. Einige Facettenglieder der Hornisse (Vespa crabo). Vergrösserung 132. Dieselben sind dem Rande des Auges entnommen und zeigen die Abweichung der optischen Axe der Facettenglieder von dem auf der Corneaoberfläche errichteten Loth. Cornea und Kegel zeigen Schattirungen, wie man sie unter Zuhilfenahme des Mikrorefractometers sieht, so dass die Grenzen der einzelnen Corneafacetten und dadurch die sonst schwer wahrnehmbare Zuordnung der Kegel zu denselben kenntlich wird.

Tafel IV.

Fig. 28. Einige Facettenglieder von Lasiocampa quercifolia (Nachtfalter). Vergrösserung 145. Die Sehstäbe bestehen aus einem dünnen, vorderen und einem dicken hinteren Antheil.
m. f. Membrana fenestrata.
n. Die Elemente der Netzhaut im Sinne von Thompson-Lowne.
n. o. Bündeln der Sehnervenfasern.
Das Irispigment befindet sich in Lichtstellung, die dadurch erzielt wurde, dass das Thier etwa eine Viertelstunde im Sonnenschein gehalten wurde; vorher aber war es im Dunkeln gewesen, und daselbst hatte ich ihm die eine Hälfte des Kopfes mit einem Auge abgeschnitten, und diese Hälfte sogleich in Alkohol gegeben. Ihr entstammt

Fig. 29, welche nur den vorderen Theil der Facettenglieder zeigt; das Irispigment in Dunkelstellung. In beiden Abbildungen sieht man die muskelartigen Stränge, welche sich an die Pigmentzellen ansetzen und augenscheinlich dieselben in Folge der Erhellung nach hinten ziehen.

Fig. 30 und 31 zeigt Licht- und Dunkelauge eines kleinen Nachtfalters, von dem ich in Folge eines Versehens bei der Signirung (wie schon im Texte erwähnt) nicht weiss, ob es Porthesia, Oeneria rubea, Leucoma salicis oder Cnophria quadra ist. Das Thier dem Fig. 31 angehört, wurde des Nachts gefangen und noch während der Nacht in der Dunkelheit getödtet, das andere (Fig. 30) wurde nächsten Morgen in directes Sonnenlicht gesetzt und daselbst getödtet. Vergrösserung 208.

Fig. 32. Ein Facettenglied von Epinephele (Tagfalter). Vergrösserung 240.
m. f. Membrana fenestrata.
a Kolbige Erweiterungen augenscheinlich analog *n* der Fig. 28 und *b* der Fig. 15.

Fig. 33. Ein Facettenglied einer Blattwespe (Tenthredo instabilis). Vergrösserung 220.

Fig. 34. Zwei Facettenglieder des Rübenweisslings (Pieris rapae). Vergrösserung 180. Macht man bei *a* einen Querschnitt, so erhält man das Bild der

Fig. 35, wo die dunkleren Kreise die Querschnitte der Sehstäbe, die hellen jene von sackartigen Tracheen bilden. In den ersteren sieht man je vier Stäbchen, die nicht zu einem eigentlichen Rhabdom verschmolzen sind. Vergrösserung 300.

Fig. 36. Zwei Facettenglieder eines Fuchses (Vanessa) (Tagfalter). Vergrösserung 208.
Das Auge ist behaart.
a. Ein Stück eines Haares, das der Cornea aufsitzt.

Fig. 37. Facettenglieder eines Portunus, der im Dunkeln gehalten war. Vergrösserung 125.
i. t. Iristapetum zwar dunkel, aber doch deutlich unterscheidbar von
i. p. dem Irispigment.
r. p. Retinapigment, das sich den Nervenfasern folgend bis hinter die Grenzschichte des Auges,
m. f. die Membrana fenestrata, erstreckt und dadurch den Zusammenhang der Nerven mit den Sehstäben sehr deutlich hervortreten lässt.
a u. *b.* Zwei verschieden hoch gelegene Querschnitte des Sehstabes mit seiner Pigmenthülle.

Fig. 38. Zwei Facettenglieder derselben Krebsspecies, doch von einem Individuum, das in diffusem Tageslicht gehalten worden war. Vergrösserung und Bezeichnungen wie in Fig. 37. Man sieht eine Verschiebung des Irispigmentes, sowie das Vorwandern des Retinapigmentes, in Folge dessen die hinteren Enden der Sehstäbe, sowie die Nervenbündeln des Ganglion opticum fast ganz pigmentfrei geworden sind.

Fig. 39 zeigt in den Abtheilungen *D* und *L* zwei Augenabschnitte von Sicyonia sculpta, die erstere in der Dunkelstellung, die zweite in der Lichtstellung. Sie sind so aneinandergerückt, dass sie einen Augenabschnitt zu bilden scheinen, damit die Umlagerungen der Pigmentschichten augenfälliger zu Tage treten. Die dritte Abtheilung *A* zeigt das Präparat *L* im auffallenden Lichte und ist auch als die Fortsetzung des Auges dargestellt. Schematisirt ist also nur die Zusammenstellung der drei Bilder zu einem grösseren Augenabschnitte, im Uebrigen ist alles genau nach der Natur gezeichnet; Vergrösserung 60.

Eine deutlichere Darstellung der einzelnen Facettenglieder dieses Thieres findet sich auf Tafel V, Fig. 53 und 54. Blendet man beim Präparate vom Lichtauge das durchfallende Licht ab, so erkennt man, dass dem Irispigmente vorne ein Iristapetum *(i. t.)* aufsitzt, und dass die hinteren Enden der Sehstäbe blos vom Retinatapetum *(r. t.)* umgeben sind; im Ganglion opticum findet sich eine dritte Lage Tapetumsubstanz *(t)*, welche auch im durchfallenden Lichte vom Pigmente kaum zu unterscheiden ist. Bei Vergleich des Licht- und Dunkelauges fällt das als geschlossene Masse wandernde Irispigment auf, sowie das Retinapigment, welches das Retinatapetum durchsetzend vom Ganglion opticum bis an die vorderen Ende der Sehstäbe wandert.

C. Cornea.

i. p. Irispigment.

R. Retina.

m. f. Membrana fenestrata.

i. t. Iristapetum.

r. t. Retinatapetum.

t. Tapetumschichte im Ganglion opticum. Das Lichtauge gehört einem Thiere an, das nicht an der Sonne, sondern nur im hellen diffusen Tageslichte verweilt hatte.

Fig. 40. Facettenglieder von Lycaena (Tagfalter). Vergrösserung 330.

m. f. Membrana fenestrata. Darunter die kernartigen Gebilde wie bei vielen anderen Schmetterlingen.

Fig. 41 und 42. Facettenglieder von Maja. Vergrösserung 126. Die erste Figur gehört einem Lichtauge, die zweite einem Dunkelauge an. Am Irispigment ist eine nur geringe Verschiebung zu beobachten; auffallender ist dieselbe am Retinapigmente. Schön sieht man den Zusammenhang der Sehstäbe mit den Nerven.

Fig. 43. Ein Kegel mit der Cornea *(c)* und seinen centralen Verbindungen, dem Sehstab *(S)* und dem Ganglion opticum aus dem Seitenauge von Phronima. Vergrösserung 157.

Fig. 44. Ein Kegel, dessen fadenförmiger centraler Antheil noch nicht in voller Länge gezeichnet ist, aus dem Scheitelauge von Phronima. Vergrösserung 157.

Tafel V.

Auf dieser Tafel ist alle Tapetummasse gelb gezeichnet. Selbstverständlich erscheint sie unter dem Mikroskope nicht so, es soll die gelbe Farbe vielmehr nur ein Zeichen dafür sein, dass die betreffenden Stellen im durchfallenden Lichte dunkel, wie Pigment, im auffallenden Lichte aber hell, im Gegensatz zum Pigment, erscheinen.

Fig. 45 und 46. Facettenglieder von Galathea. Vergrösserung 92. Fig. 45 gehört einem Dunkelthiere an; das Thier, dem die Fig. 46 entnommen ist, war in der Sonne getödtet. Wanderung des Iris- und Retinapigmentes. Gehärtet in Müller'scher Flüssigkeit.

Fig. 47. Facettenglieder von Peneus membranaceus. Vergrösserung 114. Im ganzen Auge ist kein Pigment (bei einem anderen mikroskopisch untersuchten Individuum dieser Species fanden sich Spuren von Pigment, wie im Texte erläutert ist) sondern nur die drei Lagen von Tapetum, wie sie bei anderen Krebsen auch vorkommen. Härtung in Alkohol.

i. t. Iristapetum.

r. t. Retinatapetum.

t. Tapetummasse im Ganglion opticum.

m. f. Membrana fenestrata.

Fig. 48 und 49. Dunkel- und Lichtauge von Pisa. Vergrösserung 166.

m. f. Membrana fenestrata.

a, b, c, d, e, f Querschnitte durch die bezeichneten Stellen der Kegel und Sehstäbe bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Die Zeichnung ist zusammengestellt theils aus Präparaten, die in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet waren, theils nach solchen aus Alkohol.

Fig. 50. Facettenglieder einer Langusta (Palinurus). Vergrösserung 46.
In dem durch einen Strich getrennten rechten Theil des abgebildeten Netzhautstückes befindet sich das Retinapigment in Dunkelstellung. Härtung in Rabl'scher Flüssigkeit.
a, *b*, *c*, *d* Querschnitte durch die bezeichneten Stellen der Facettenglieder; die beiden letzteren bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 51 und 52. Dunkel- und Lichtauge von Palaemon. Vergrösserung 146. Exquisite Lichtverschiebung beider Pigmentlagen.
Härtung in Rabl'scher Flüssigkeit, und nachträgliche Behandlung mit Alkohol.
c. Cornea.
i. t. Iristapetum.
i. p. Irispigment.
r. p. Retinapigment.
r. t. Retinatapetum.
m. f. Membrana fenestrata.
t. Tapetumlage des Ganglion opticum.

Fig. 53 und 54. Dunkel- und Lichtauge von Sicyonia sculpta. Vergrösserung 124. Alkoholhärtung.
Bezeichnung wie in dem vorstehenden Figurenpaar.

Fig. 55 und 56. Je ein Facettenglied aus dem Dunkelauge und dem Lichtauge von Dromia vulgaris.
Das Thier, dem Fig. 56 angehört, war nur in diffusem Tageslichte, nicht in der Sonne gehalten gewesen. Vergrösserung 104. Härtung in Alkohol und spätere Entkalkung in Rabel'scher Flüssigkeit.
c. Cornea.
i. p. Irispigment.
r. p. Retinapigment.
m. f. Membrana fenestrata.

Fig. 57. Um das dioptrische Verhalten der brechenden Medien eines Nachtschmetterlings zu zeigen, bilde ich in dieser Figur Krystallkegel und Corneafacette von Leucoma salicis ab, wie sie mit dem Mikrorefractometer erscheinen. Der Schirm des Instrumentes steht rechts.
1. Eine Corneafacette, in welcher sich ein Kern durch seine stärkere sammelnde Kraft (infolge von Schichtung) abhebt von einer Randzone, die andere optische Beschaffenheit hat.
2. Ein trommelartiges Stück des Kegels durch zwei Querschnitte isolirt zeigt immer noch die strahlensammelnde Wirkung (als Linsencylinder). Herum seine Hülle.
3. Der Kegel sammt Hülle der Länge nach gesehen. Er ist in der Gegend seiner Spitze von dunklem Pigment umgeben, erscheint deshalb hier beiderseits dunkel.

Tafel VI.

Fig. 58 und 59 zeigen je zwei Facettenglieder, erstere aus dem oberen, letztere aus dem unteren Theile des Auges von Libellula vulgata (Diplex). Vergrösserung beider Zeichnungen 158. Man sieht die Grössenverschiedenheit, sowie den Mangel schwarzen Pigmentes in der oberen Augenabtheilung.
m. f. Membrana fenestrata.
t. Tracheenquerschnitte.

Fig. 60. Einige Facettenglieder einer Fliege: Eristalis. Vergrösserung 180.
a. Ein Haar.
b. Tracheen.
c. Querschnitt der Sehstäbe (die dunkel erscheinen) mit den zwischen ihren liegenden dicken Tracheen.

Fig. 61. Das Auge eines Rübenweisslings (Pieris rapae) im Leben mit der Lupe betrachtet (Fig. 34 und 35 zeigen Durchschnitte durch dasselbe Auge.) Der grösste schwarze Fleck ist die Hauptpupille, in deren Innerem man bei Benutzung des Augenspiegels und directen Sonnenlichtes noch ein roth leuchtendes Pünktchen sehen würde. Um die Hauptpupille in etwas unregelmässiger Anordnung die sechs Nebenpupillen erster Ordnung der Hauptpupille am nächsten stehend. Noch weiter nach Aussen sieht man eine Anzahl Nebenpupillen zweiter Ordnung, deren regelmässige Anordnung aber nicht mehr zu erkennen ist.

Fig. 62. Auge des lebenden Distelfalters (Vanessa cardui) unter Lupenvergrösserung. Hauptpupille mit den sechs Nebenpupillen erster Ordnung und einigen am Rande eben noch bemerkbaren Nebenpupillen zweiter Ordnung.

Fig. 63. Auge eines lebenden Taubenschwanzes (Makroglassa) unter Lupenvergrösserung. Die Hauptpupille. Die Nebenpupillen erster Ordnung sind bis an den Rand des Auges gerückt und, obzwar sechs an der Zahl, nicht mehr mit Sicherheit bei einer Stellung des Beobachters zu übersehen. Würde die Zeichnung bei Benutzung des Augenspiegels und directen Sonnenlichtes aufgenommen sein, so würde der dunkelste Theil der Hauptpupille mit grünem Glanze leuchtend zu zeichnen sein.

Fig. 64. Lebendes Auge von Epinephele (Tagfalter) mit der Lupe betrachtet. Die Hauptpupille ist durch eine dunkle Spange mit zwei der sechs Nebenpupillen erster Ordnung verbunden, und diese wieder sind untereinander durch einen dunklen Ring in Communication. Andeutungen von Nebenpupillen zweiter Ordnung.

Fig. 65. Lebendes Auge von Galathea in diffusem Lichte mit der Lupe betrachtet. Die Hauptpupille ist entsprechend der quadratischen Gestalt der Corneafacetten viereckig. Schimmernde Streifen, den Seiten der Pupille parallel durchziehen das Auge in einer Feinheit und Regelmässigkeit, wie dieses die Zeichnung nicht wiederzugeben vermag.

Tafel VII.

Fig. 66. Auge einer grossen Libelle (Cordulegaster), von seitlich vorne und unten mit freiem Auge gesehen. Hauptpupille; theilweise ineinanderfliessende Nebenpupillen erster Ordnung und eine Anzahl Nebenpupillen höherer Ordnung.

Fig. 67. Auge derselben Libelle von oben gesehen. Die grosse Hauptpupille des oberen Augenabschnittes und einige Nebenpupillen erster und zweiter Ordnung am seitlichen Theile des Auges.

Fig. 68. Auge eines im Dunkeln gehaltenen Carcinus maenas mit dem Augenspiegel bei schwacher Lupenvergrösserung untersucht. In der länglichen dunkeln Pseudopupille sieht man den roth leuchtenden Kern (leuchtende Pseudopupille). Um das Ganze ein heller Hof. Die Flecken in der Umgebung des Phänomens haben mit diesem nichts zu thun, wandern nicht mit der Blickrichtung des Beobachters, sondern sind Pigmentflecken.

Fig. 69 und 70 sind Augen von Palaemon, beide mit dem Augenspiegel und bei schwacher Vergrösserung untersucht. Fig. 69 gehört einem in diffusem Tageslicht gehaltenen Thiere an, Fig. 70 einem eben der Dunkelheit entnommenen. Nach Minuten dauerndem Aufenthalte im Lichte geht das Bild der Fig. 70 in das der Fig. 69 über. Durchschnitte dieser Augen siehe Fig. 51 und 52.

Fig. 71 und 72. Licht- und Dunkelauge von Pagurus, in derselben Weise betrachtet. Ersteres (Fig. 71) zeigt um die dunkle Hauptpseudopupille einige eben merkbare Pseudopupillen erster Ordnung, die zum Theile doppelt erscheinen. (Pseudopupillen zweiter Ordnung?)

Fig. 73 und 74. Licht- und Dunkelauge von Sicyonia sculpta in derselben Weise betrachtet. Durchschnitte dieser Augen siehe Fig. 39, 53 und 54.

Fig. 75. Das Auge von Peneus membranaceus im diffusen Tageslichte bei schwacher Lupenvergrösserung. Die Pseudopupille bildet den Kern eines vierstrahligen Sternes. Durchschnitt dieses Auges Fig. 47.

Fig. 76. Das Auge von Nica edulis bei schwacher Lupenvergrösserung unter Wasser betrachtet. Benützt man zur Beleuchtung den Augenspiegel und directes Sonnenlicht, so leuchtet die schwarze Pseudopupille oder ein centraler Fleck in ihr hell auf. Die weissen Streifen stellen einen Reflexionsschimmer von einer Zartheit und Zierlichkeit dar, die die Zeichnung nicht wiederzugeben vermag.

Fig. 1

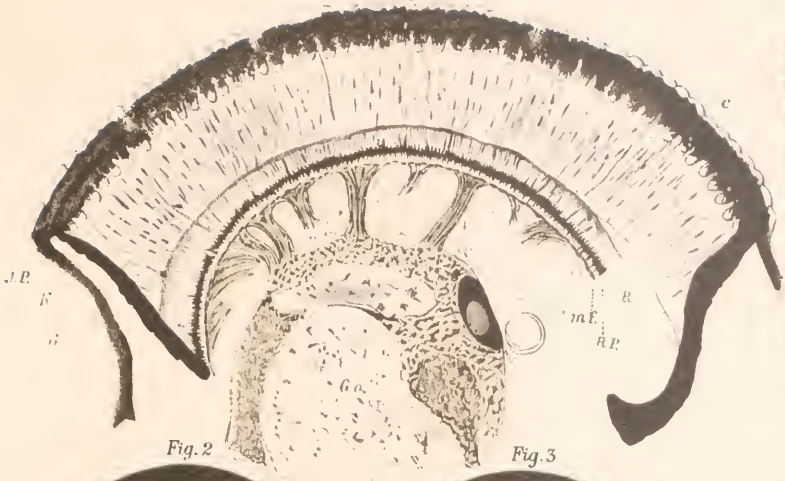


Fig. 6

Fig. 2

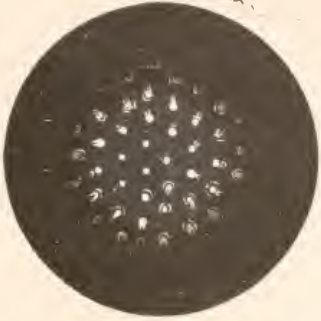


Fig. 3

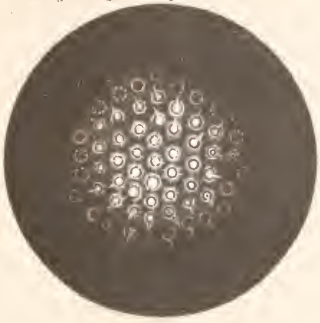


Fig. 7

Fig. 4

Fig. 5

B Fig. 9 A

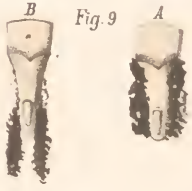
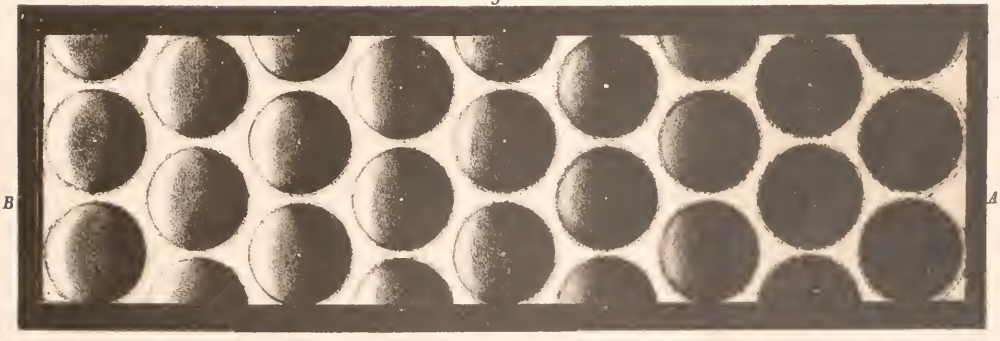


Fig. 8



Gez. v. Verfasser. Lith. Anst. v. Th. Sannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.

Fig. 10

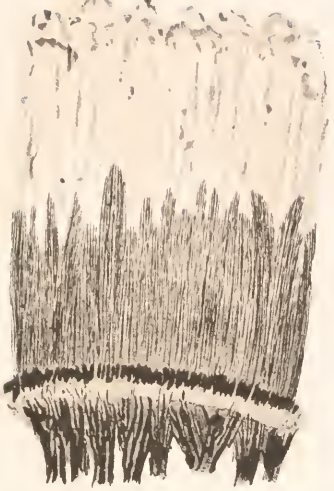


Fig. 11

Fig. 15

Fig. 13

Fig. 14

Fig. 16

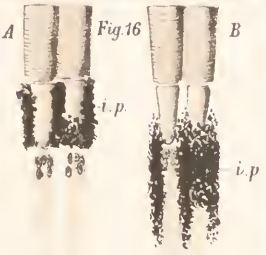


Fig. 17

Fig. 18

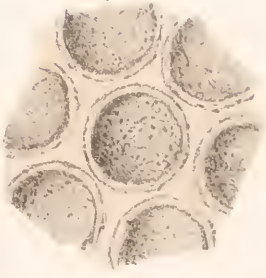


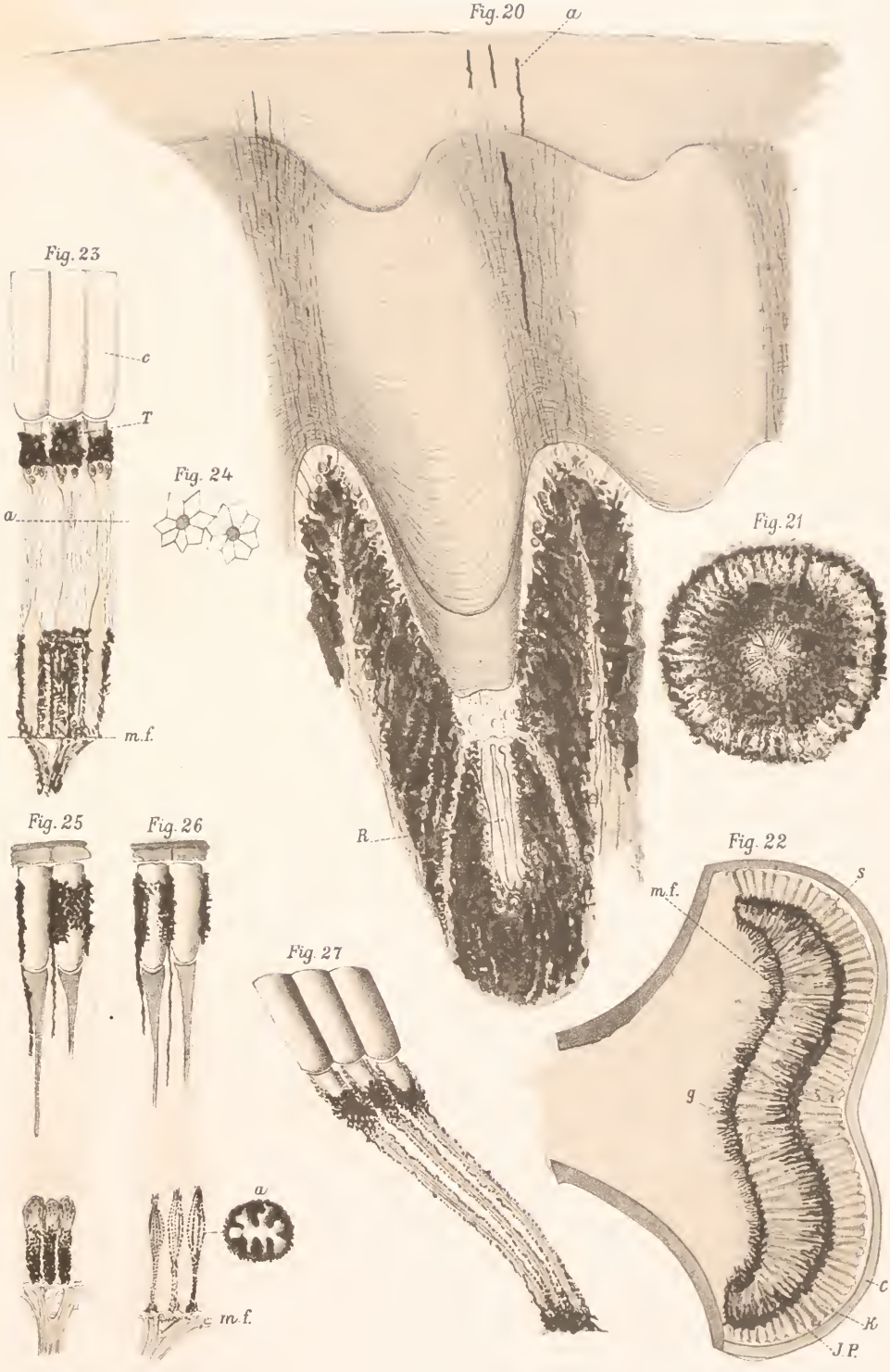
Fig. 12

Fig. 19

Gez. v. Verfasser.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

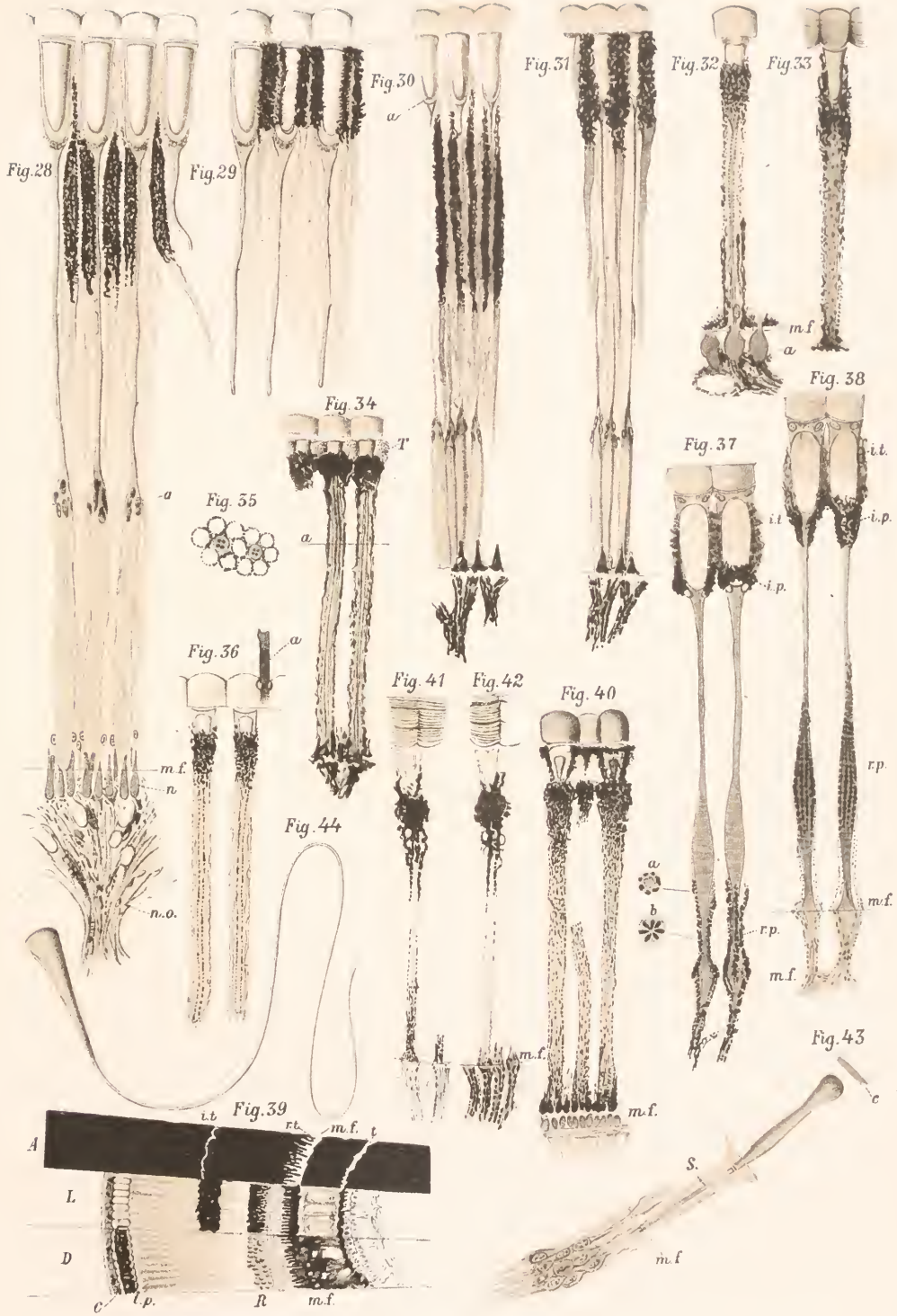
Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



Zez. v. Verfasser.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

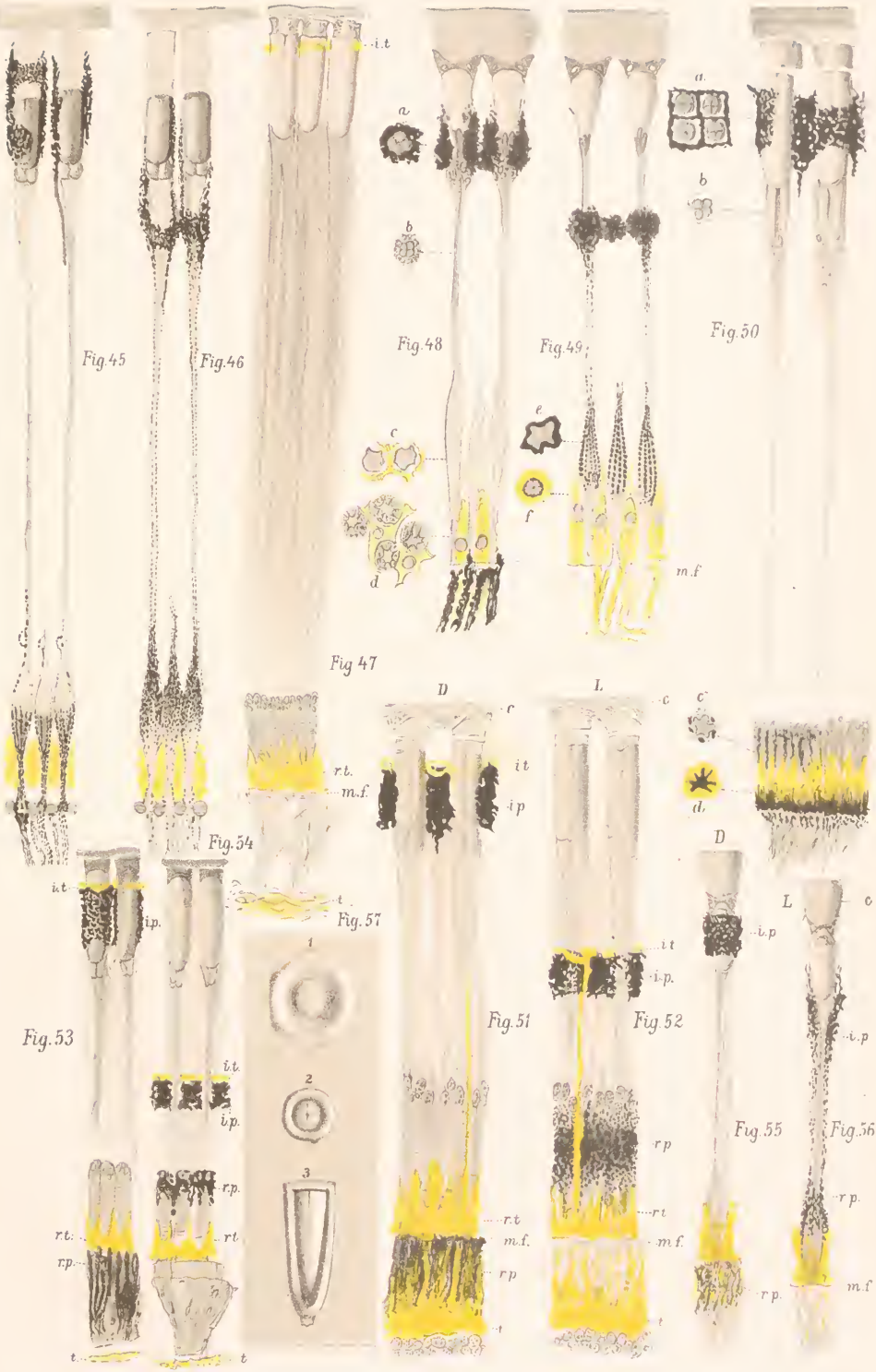
Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



Jos. v. Varrasser.

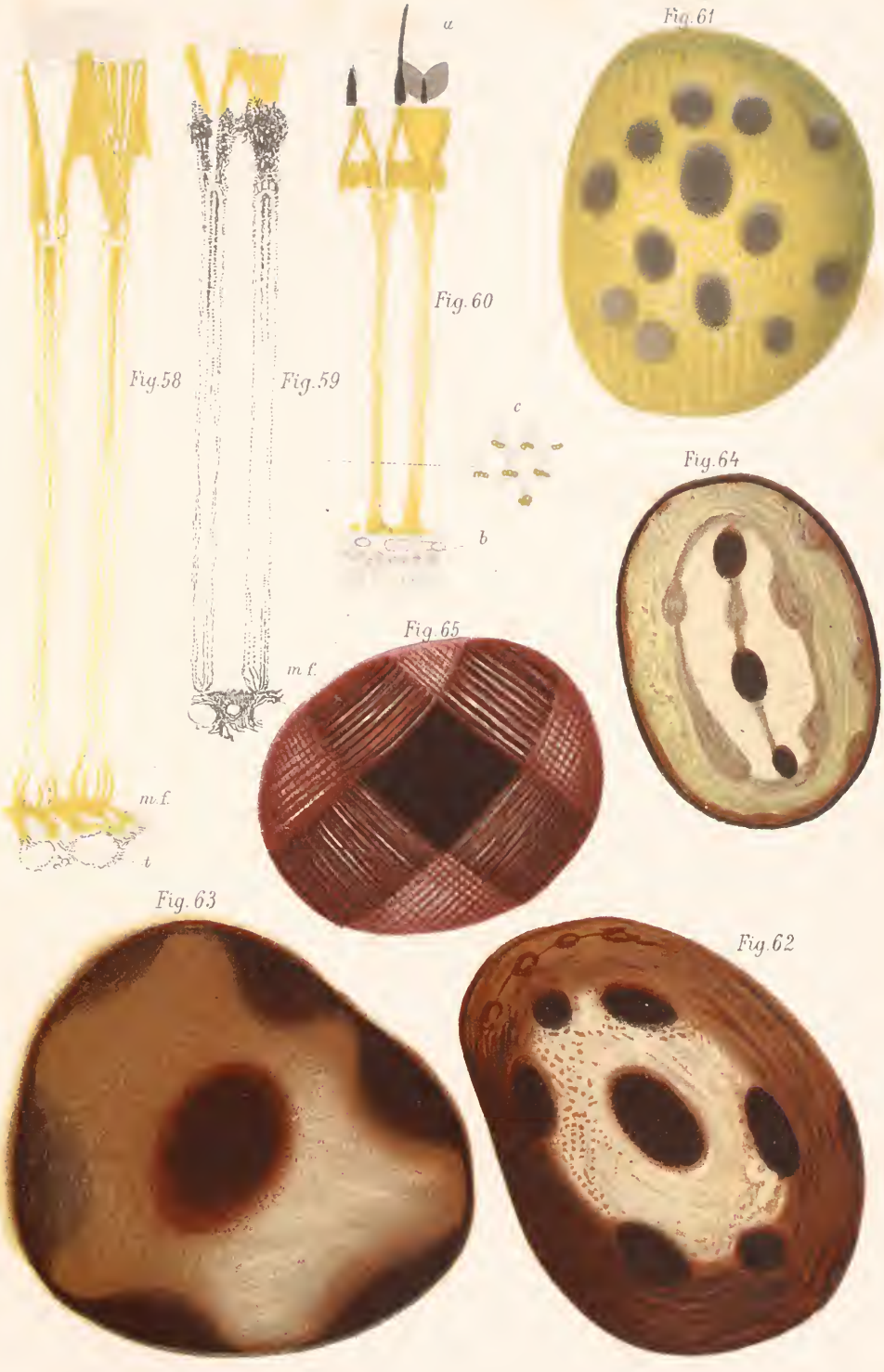
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



Gez. v. Verfassern.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.



Gez. v. Verfasser.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.

Fig. 66

Fig. 67

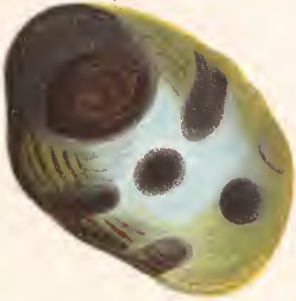


Fig. 68

Fig. 70

Fig. 69

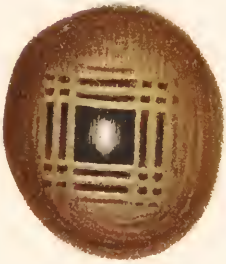


Fig. 75

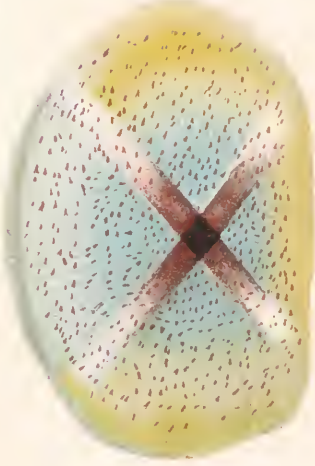


Fig. 72

Fig. 71

Fig. 76

Fig. 73

Fig. 74

Gez. v. Verfasser.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Verlag von Franz Deuticke in Wien und Leipzig.